Труды Зоологического института РАН
Том 318, № 4, 2014, с. 433–485



УДК 591.9 + 597.6

ЗООГЕОГРАФИЯ СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ И АМФИБИИ: ПАЛЕАРКТИКА И НЕАРКТИКА ИЛИ ГОЛАРКТИКА?

Л.Я. Боркин[1]* и С.Н. Литвинчук[2]

[1]*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: Leo.Borkin@zin.ru*

[2]*Институт цитологии Российской академии наук, Тихорецкий пр. 4, 194064 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: slitvinchuk@yahoo.com*

РЕЗЮМЕ

Кратко изложены различные варианты объединения внетропических районов Северного полушария, т.е. Палеарктики и Неарктики, в единый биогеографический регион («Бореальная область» или царство, «Арктогея», «Периарктическая область», «Триарктика» или «Голарктика»), предложенные зоологами и ботаниками во второй половине XIX – первой трети XX века. Более детально описана история появления концепции Голарктики (A. Heilprin 1883, 1887) и критическая дискуссия вокруг неё (А. Уоллес, Т. Гилл). Проведённая нами количественная оценка распределения семейств амфибий по пяти зоогеографическим областям с использованием индекса Чекановского–Сёренсена на основе таксономии того времени (Wallace 1876b) свидетельствует в пользу правомочности выводов, сделанных А. Хейлприном, о большем сходстве Палеарктики и Неарктики между собой по сравнению с соседними регионами. Однако такой же анализ фаунистического сходства тех же пяти областей на уровне семейств, родов, а также видов амфибий с учётом современной систематики доказывает самостоятельность батрахофаун Палеарктики и Неарктики, тем самым опровергая реальность Голарктики для амфибий.

Ключевые слова: амфибии, Голарктика, зоогеография, Неарктика, Палеарктика

ZOOGEOGRAPHY OF THE NORTHERN HEMISPHERE AND AMPHIBIANS: THE PALEARCTIC AND THE NEARCTIC *VS*. THE HOLARCTIC?

L.J. Borkin[1]* and S.N. Litvinchuk[2]

[1]*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: Leo.Borkin@zin.ru*

[2]*Institute of Cytology of the Russian Academy of Sciences, Tikhoretsky Pr. 4, 194064 Saint Petersburg, Russia; e-mail: slitvinchuk@yahoo.com*

ABSTRACT

Various schemes, proposed by zoologists and botanists of the second half of the 19th century and the first third of the 20th century, to unite temperate parts of the Northern Hemisphere (the Palearctic and Nearctic realms) in a single biogeographic region under the names “the Boreal Region” or Realm, “the Arctogaean Region”, “the Triarctic” or “the Holarctic”, and “Periarctic region” are briefly outlined. The history of the concept of the Holarctic (A. Heilprin 1883, 1887) and of its critics by Alfred Wallace and Theodore Gill are described. Based on the list of amphibian families and their zoogeographic distribution provided by A. Wallace (1876b), our re-evaluation by means of the Czekanovsky–Sørensen Coefficient confirmed Heilprin’s conclusion about larger similarity between the Palearctic and the Nearctic in comparison with their neighbouring zoogeographic regions. However, the same quantitative analysis of the distribution of amphibians (at the level of families, genera as well as species) in these five regions, based on modern taxonomy evidenced for significant distinctness of amphibian faunas of the Palearctic realm and the Nearctic realm and, thus, did not support the reality of the Holarctic for amphibians.

Key words: amphibians, Holarctic, zoogeography, Nearctic, Palearctic

* *Автор-корреспондент / Corresponding author*

ВВЕДЕНИЕ

16 июня 1857 г. английский юрист и зоолог Филипп Склэтер (Philip Lutley Sclater, 1829–1913), анализируя географическое распространение птиц мира, предложил разделить земную сушу на шесть «главных онтологических подразделений» (*the primary ontological divisions*; Sclater 1858: 132, курсив оригинала). В своей аргументации он использовал списки «характерных» родов и число видов по регионам. Такой подход, основанный на цифровых данных, получил потом название *количественного* или *статистического*. В нашей стране он был применён Н.А. Северцовым ([Severtsov] 1855, 1873), который считается одним из основателей отечественной зоогеографии.

Авифауну внетропических широт Северного полушария Ф. Склэтер распределил между двумя огромными зоогеографическими областями, которые получили названия «Палеарктическая область» (“I. Palæarctic Region”, или “*Regio Palæarctica*”) и «Неарктическая или Северо-Американская область» (“V. Nearctic or North-American Region” или “*Regio Nearctica*”). Палеарктика охватывала «Африку севернее Атласских гор, Европу, Малую Азию, Персию и Азию вообще севернее Гималайского хребта, верхнюю часть Гималайского хребта?, северный Китай, Японию и Алеутские острова»; её приблизительная площадь оценивалась в 14 миллионов квадратных миль (Sclater 1858: 137).

Неарктика включала «Гренландию и Северную Америку вниз до центральной Мексики» и имела площадь в 6.5 миллионов квадратных миль (*там же*: 142). Придерживаясь обычных тогда креационистских взглядов, Ф. Склэтер относил Палеарктику вместе с Эфиопской и Индийской областями к «Creatio Palæogeana Sive Orbis antiqui», т.е. к Старому Свету, а Неарктику вместе с Неотропической областью – к «Creatio Neogeana Sive Orbis novi», т.е. к Новому Свету (Sclater 1858: 145).[1] Таким образом, он географически чётко обособил внетропические части Северного полушария.

Уже в июле того же года вышла статья английского герпетолога Альберта Гюнтера (Günther 1858), посвящённая раздельному анализу распространения змей и бесхвостых амфибий по регионам, выделенным Ф. Склэтером, схему которого он полностью принял. Эту статью, в которой впервые перечислены эндемичные («characteristic forms»), а также общие с другими регионами роды, следует считать первой работой по глобальному зоогеографическому районированию в герпетологии.

Любопытную позицию занял Чарлз Дарвин в своём знаменитом «Происхождении видов» (Darwin 1859). С одной стороны, он подчеркнул важность обособления на Новый и Старый Свет, назвав это «одним из самых основных подразделений в географическом распространении организмов» (цит. по: Дарвин [Darwin] 1939: 563). С другой стороны, великий натуралист указал на сходство («степень однообразия») растений и животных, обитающих в субарктическом и умеренном климате Северной Америки и Европы (*там же*: 578). Вместо центров творения он выдвинул гипотезу центров происхождения и расселения видов.

Во второй половине XIX столетия схема Ф. Склэтера получила широкое признание среди зоологов разных стран (например: Wallace 1876a, b, 1894; Северцов [Severtsov] 1877; Никольский [Nikolsky] 1909), хотя границы предложенных им «первичных подразделений» уточнялись, а само теоретическое обоснование зоогеографии было заменено на эволюционное. Предлагались также различные другие схемы разделения суши на главные фаунистические регионы числом от 4 до 8 (см.: Wallace 1876a: 59–61) или даже до 27 (см. Murray 1866: 298).

Тем не менее не все были согласны с отнесением фаун внетропических широт Северного полушария к двум разным зоогеографическим областям. Британский зоолог Эдуард Блит (Edward Blyth, 1810–1873), работавший в Индии, предложил разделить мировую сушу на семь «зоологических областей» (Blyth 1871: 427). Выделенная им *Бореальная область* (The Boreal Region) объединила огромные территории Старого и Нового Света. На правах 7 подобластей в неё вошли Арктика, Северная, Центральная (включая Антильские острова) и частично Южная Америка (Анды, Патагония, Фолклендские острова), а также Евразия. На юге эта обширная область включала северо-запад Африки (к северу от Атласских

[1] Как заметил позже А. Уоллес (Wallace 1876a: 59), такое деление хорошо соответствовало распространению воробьиных птиц, но не млекопитающих и рептилий.

гор), Египет, Переднюю Азию (Палестина, Сирия, Персия, северный Афганистан и Панджаб), Тибет, Западные Гималаи, средний Китай и, возможно, южную Японию. Насколько нам известно, идея такого странного гигантского географического конгломерата не нашла поддержки и осталась уделом историков науки.

Через четыре года, исходя из особенностей глобального распространения рыб, американский зоолог Теодор Гилл (Theodore Nicholas Gill, 1837–1914) предложил выделять пять главных зоогеографических регионов (Gill 1875: 254): 1) *Арктогейский* (Arctogæan), охватывающий Европу, северную Азию и Северную Америку; 2) *Азиатский* с тропическими частями «континента»; 3) *Африканский*, лежащий южнее и восточнее пустыни Сахара («Desert»); 4) *Американский* с тропическими и транстропическими частями, и 5) *Австралазийский* (Australasian). Он также отметил, что во внетропических частях Северного полушария (cistropical or "arctogæan" hemisphere) имеется много общих семейств, родов и даже видов рыб, что объяснил их происхождением от общего предка.

Через 12 лет американский геолог и палеонтолог Анджело Хейлприн (Heilprin 1887: 57, 1894: 57) предложил объединить Палеарктику и Неарктику в единую область – *Голарктику*, "the Holarctic realm" (Рис. 1), исходя из бедности и сходства фаун этих двух зоогеографических регионов (*см. ниже*). Однако и эта идея не получила тогда поддержки, а её автор оказался почти забытым. Несмотря на два издания его книги, ссылки на зоогеографические работы А. Хейлприна встречаются очень редко (например, Лавренко и др. [Lavrenko et al.] 1953: 587; Дарлингтон [Darlington] 1966: 354).

На рубеже столетий известный немецкий зоолог Ганс Гадов (Hans Friedrich Gadow, 1855–1928) на основании распределения амфибий мира выделил так называемую *Периарктическую область* (Periarctic region), состоящую из трёх подобластей: Западной Палеарктики, Восточной Палеарктики и Неарктики (Gadow 1901: 75). Вместе с Палеотропической областью (Palaeotropical region), включавшей Эфиопскую, Индийскую или Малайскую, Мальгашскую и Папуасскую подобласти, она входила в Арктогею или «Северный Мир» (Arctogaea – North World), которому был противопоставлена Нотогея или «Южный Мир» (Notogaea – South World) с Австралийской и Неотропической областями.

Лишь через 20 лет «Голарктическое флористическое царство» или «Голарктика» ("Holarktisches Florenreich" или "Holarctis") вновь появилось в книге немецкого ботаника Людвига Дильса (Diels 1908: 137, Дильс [Diels] 1916: 116)[2] без какой-либо ссылки на А. Хейлприна. Эта книга оказала заметное влияние на биогеографов, хотя аргументация была простой и без каких-либо детальных доказательств:

«Умеренный и холодный пояса северного полушария обнаруживают столь тесную связь в своих флорах, что мы вынуждены соединить их

[2]*Людвиг Дильс* (Friedrich Ludwig Emil Diels, 24 сентября 1874 – 30 ноября 1945) – известный немецкий ботаник и путешественник, автор многих монографий и работ по систематике и географии растений, по флоре и растительности, ученик выдающегося ботаника Адольфа Энглера (Heinrich Gustav Adolph Engler, 1844–1930). Родился в Гамбурге, вырос и учился в Берлине, где его отец, лингвист и религиевед, преподавал в университете и был секретарём Академии наук. Изучал в Берлине ботанику (под руководством А. Энглера) и географию. В 1896 защитил докторскую диссертацию по растительности Новой Зеландии и стал ассистентом Энглера. В 1900–1902 вместе с ботаником Эмилем Притцелем (Emil Pritzel) совершил путешествие по Южной Африке, Австралии, Новой Зеландии и Яве. В 1906 вместе с новой женой переехал в Марбург, где работал ассистентом в университете (с 1908). В 1908 выпустил руководство по географии растений. В 1914 вернулся в Берлин на должность заместителя директора Ботанического сада и музея в Далеме. Из-за повреждения челюсти в Альпах был освобождён от военной службы. После ухода А. Энглера на пенсию (1921) стал профессором Берлинского университета и заместителем директора Берлинского музея и ботанического сада. В 1928 назначен генеральным директором. В последующие годы избирался членом-корреспондентом многих научных обществ в Европе, Австралии, Новой Зеландии и США. В 1930 был награждён званием почётного доктора наук на Международном ботаническом конгрессе в Кембридже. В 1931 – член Берлин-Брандербургской академии наук. В 1933 обследовал Эквадор и читал лекции в США, вернулся в Германию. Не был сторонником нацистской партии и идеологии, но как директор подчинялся требованиям времени. Собранный Дильсом гербарий был уничтожен во время бомбёжки в марте 1943. Сам пожилой ботаник умер через два года, когда вверенный ему Ботанический сад с оранжереями находился в весьма печальном состоянии. Похоронен в саду рядом со своим учителем А. Энглером.

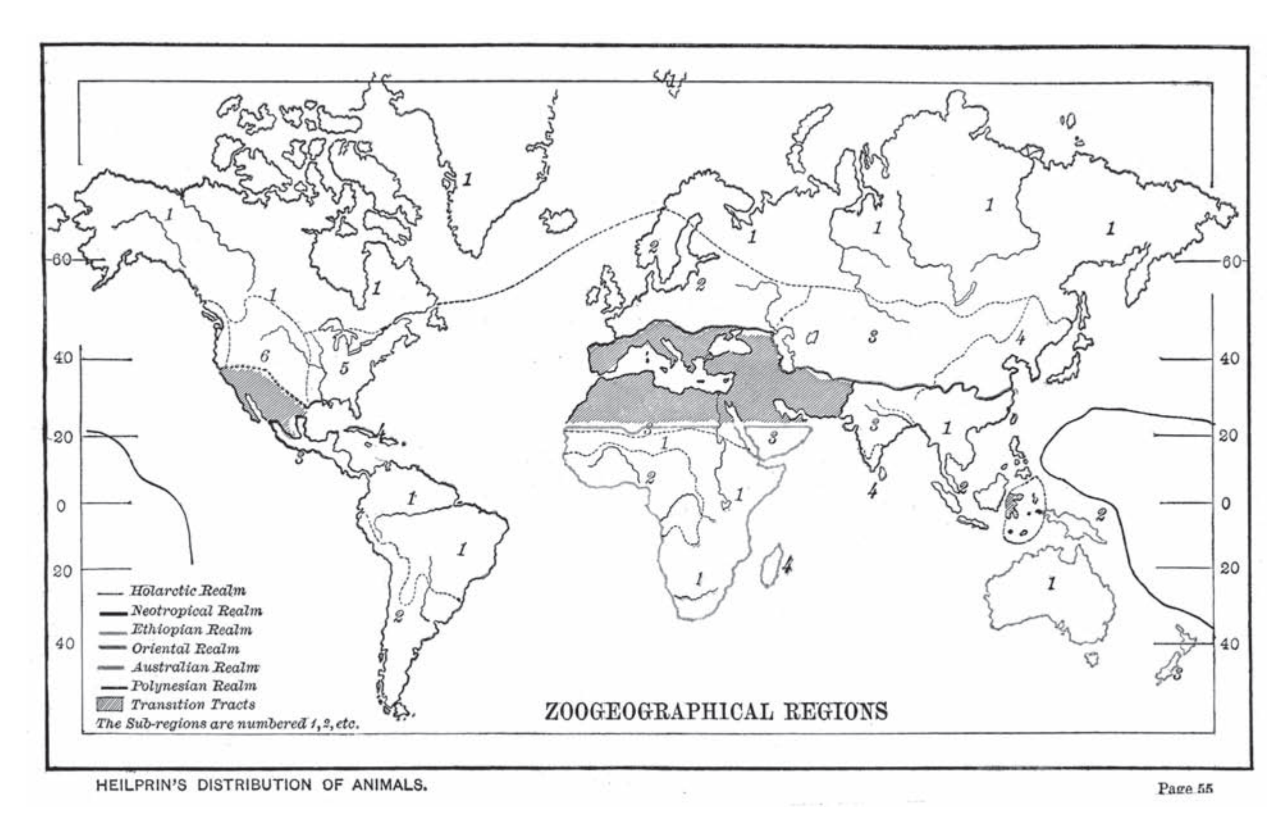


Рис. 1. Зоогеографическое деление суши (Heilprin 1887, 1894). Голарктика занимает северные провинции № 1–6. Штриховкой показаны так называемые *переходные* зоны между регионами.

Fig. 1. Zoogeograhic regions of the land (Heilprin 1887, 1894). The Holarctic consists of subdivisions 1–6 in the northern hemisphere.

в одно единое, по пространству самое большое из всех флористических царств земного шара. Раньше было уже указано, что основания этого сходства отчасти объясняются генезисом флор и что мы имеем здесь с раньше установившимися отношениями, сложившимися уже в третичную эпоху» (Diels 1908: 137, Дильс [Diels] 1916: 116).

Ещё через 20 лет вышла монография «Die Holarktis» немецкого энтомолога В.Ф. Рейнига (Reinig 1937), в которой также не было упоминания А. Хейлприна, но цитировалось 3-е немецкое издание А. Дильса 1929 г. Надо заметить, что В.Ф. Рейниг был хорошо знаком советским зоологам, так как принимал активное участие в совместной немецко-советской экспедиции по изучению Памира 1928 г. По её итогам он написал книгу по зоогеографии этого высокогорного региона (Reinig 1932). Поэтому можно предполагать, что поддержка В.Ф. Рейнигом идеи Голарктики могла оказать определённое влияние на её распространение среди советских зоологов и биогеографов.

В своей монографии «Голарктика» В.Ф. Рейниг уделил очень много внимания анализу различного рода разрывов (дизъюнкций) ареалов между близкородственными видами среди животных и растений запада и востока Евразии,[3] а также Северной Америки, влиянию оледенений на циркумполярную фауну и флору, расположению лесных рефугиумов и послеледниковому расселению фаун.

В результате В.Ф. Рейниг (Reinig 1932: 110) разделил Голарктику с севера на юг на три зоны, которые, по его мнению, чётко различаются возрастом, а также взаимоотношениями. Самую северную зону образует *тундра*, возникновение которой он предположительно отнёс к плио-

[3]Позже на примере амфибий было показано (Боркин 1984), что европейско-дальневосточные разрывы в распространении близкородственных видов животных нельзя объяснять только влиянием событий ледникового периода.

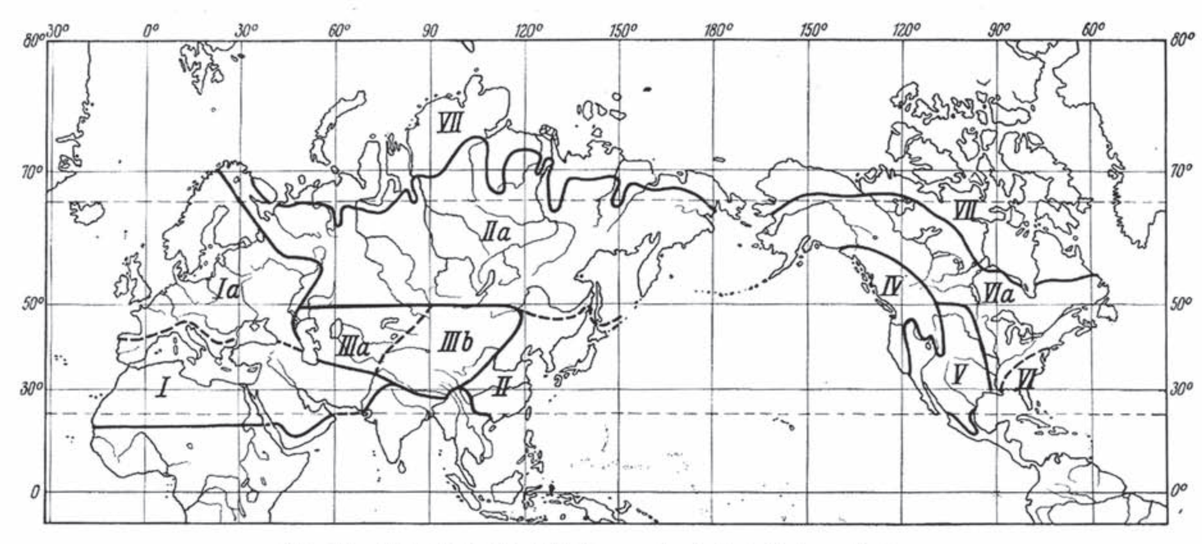


Fig. 18. Chorologische Gliederung der holarktischen Region.

Region: Holarktis.

1. Subregion: Holarktisches Waldgebiet .
- I + Ia: europäisch-vorderasiatisches Gebiet (mediterrane Wald- und Steppenprovinz + mitteleuropäische Waldprovinz).
- II + IIa: mandschurisch-sibirisches Gebiet (chinesische Wald- und Steppenprovinz + sibirische Waldprovinz).
- IV: amerikanisch-pazifisches Gebiet.
- VI + VIa: neuenglisch-kanadisches Gebiet (atlantische Waldprovinz + kanadische Waldprovinz).

2. Subregion: Holarktisches Steppengebiet
- IIIa + IIIb: innerasiatisches Gebiet (turanische Steppenprovinz + tibetanische Steppenprovinz).
- V: sonorisches Gebiet.

3. Subregion: Holarktische Tundra (VII).

Рис. 2. Голарктика и её подразделения I–VII (Reinig 1937).

Fig. 2. The Holarctic and its divisions I–VII (Reinig 1937).

цену. За ней следует *зона послеледниковых областей заселения* (“die Zone der postglazialen Invasionsgebiete”). Ещё дальше на юг расположена *зона ледниковых рефугиальных фаун* (“die Zone der glazialen Refugialfaunen”), которая является наиболее древней из всех трёх зон. Однако на опубликованной им схеме (Рис. 2) хорологическое членение Голарктики выглядело несколько иначе. Регион был разделён В.Ф. Рейнигом на три субрегиона: Голарктическая лесная область, Голарктическая степная область и Голарктическая тундра.

Самое удивительное, что в своей книге В.Ф. Рейниг не привёл каких-либо фактических данных и серьёзных доводов в пользу объединения Палеарктики и Неарктики в единый регион «Голарктика» (если не считать разрывов ареалов). Лишь в заключительной главе он отметил «<...> внутреннюю флористическую и фаунистическую связь трёх континентов Северного полушария» (Reinig 1932: 107). Близкое родство этих флор и фаун было объяснено заселением территории нынешней Голарктики в третичное время из древней Ангариды (“des alten Angarakontinents”).

Последовавшие затем оледенения не только оттеснили флору и фауну лесов и степей в более южные рефугиумы, но и привели к перемешиванию лесных форм Старого и Нового Света благодаря миграции через Берингов мост. Признавая, что последнее не относится к степной и

пустынной фауне и флоре, В.Ф. Рейниг, тем не менее, был убеждён, что фауны и флоры Европы, северной и умеренной Азии, а также Северной Америки должны быть объединены в один зоогеографический («tiergeographischen») регион, т.е. в Голарктику.

С середины 1930-х годов ситуация в отношении Голарктики заметно изменилась. Часть авторов (Семёнов-Тян-Шанский [Semeonov-Tian-Shansky] 1936; Пузанов [Puzanov] 1938: 225; Штегман [Stegmann] 1938; Белышев [Belyshev] 1960; Старобогатов [Starobogatov] 1964, 1970; Дарлингтон [Darlington] 1966: 355; Емельянов [Emelyanov] 1974; Udvardy 1975; Лопатин [Lopatin] 1989: 241; Olson et al. 2001: 934) продолжала признавать самостоятельность Палеарктики и Неарктики, несмотря на различия в своих подходах.

Однако параллельно Голарктика стала фигурировать в работах как ботаников, так и зоологов (например, Гептнер [Heptner] 1936: 452, 1939: 783; Берг [Berg] 1949: 1235; Бобринский и Гладков [Bobrinsky and Gladkov] 1961: 69; de Lattin 1967: 283; Толмачев [Tolmachev] 1974: 233; Ярошенко [Yaroshenko] 1975: 88; Леме [Lemée] 1976: 40; Тахтаджян [Takhtajan] 1978: 27; Bănărescu and Boşcaiu 1978; Воронов и др. [Voronov et al.] 1985: 15; Крыжановский [Kryzhanovsky] 2002; Камелин [Kamelin] 2007: 303; Ивантер [Ivanter] 2012: 355), хотя отмечалось, что в зоогеографии это – спорная область, отрицаемая или понимаемая зоологами по-разному (Голенкин [Golenkin] 1930: 399; Лавренко и др. [Lavrenko et al.] 1953: 587).[4]

Такой же процесс разделения на сторонников и противников Голарктики происходил и среди герпетологов. Некоторые выступили в пользу общей «голарктической» герпетофауны (Schmidt 1946). Однако большинство всё же продолжало признавать самостоятельность герпетофаун Палеарктики и Неарктики (Shcherbak 1982; Бобров [Bobrov] 1997, 1998; Боркин [Borkin] 1998; Borkin 1998, 1999: 357; Buckley and Jetz 2007: 1170; Anthony et al. 2008; Kreft and Jetz 2010: 2047; Munguía et al. 2012: 8; Procheş and Ramdhani 2012: 263; Боркин и Литвинчук [Borkin and Litvinchuk] 2012, 2013; Holt et al. 2013: 75).

В современной литературе «Голарктику» нередко используют как удобный термин при рассмотрении проблем палеогеографии (например, San Martín et al. 2001; Brikiatis 2014: 1037) или филогенетических отношений между животными, обитающими в Северном полушарии (Hedges 1986; Hua et al. 2009).

Откуда взялся термин «Голарктика»?

В известной нам литературе по истории биогеографии нет однозначного объяснения, когда, как и почему возникло мнение о необходимости объединения внетропических фаун или флор Северного полушария в один так называемый «главный регион» (primary region or realm в литературе XIX века) или биогеографический регион высшего уровня (царство или область в зависимости от схем различных более поздних авторов). В многочисленных статьях и сводках по биогеографии термин «Голарктика» (the Holarctic) воспринимался как данность.

В энциклопедической статье известного геоботаника Е.М. Лавренко с соавторами ([Lavrenko et al.] 1953: 587) сообщалось:

«В 1882 амер. зоолог А. Гейлприн», учитывая наличие сходства Палеарктической (Палеарктика), охватывающей Европу, Сев. Африку и Сев. Азию, и Неарктической (Неарктика), включающей всю Сев. Америку до Мексиканского нагорья, зоогеографич. областей, установленных П. Склетером (1875) и А. Уоллесом (1876), предложил объединить их в одну область, назвав её Голарктической. Предложение Гейлприна было поддержано рядом зоогеографов: Н. Ньютоном (1893), Т. Арльдтом (1907), В. Рейнигом (1937) и др.»

В книге ботаника А.Л. Тахтаджяна ([Takhtajan] 1978: 27, сноска) можно найти несколько иное краткое указание на истоки этой концепции:

«Название «Голарктическое царство» («Holarktisches Florenreich») ввёл Дильс (Diels, 1908), который заимствовал его у зоогеографа Хейльприна (Heilprin, 1887), объединившего под этим названием Неарктическую и Палеарктическую фаунистические области. В системе Энглера это

[4]В старой литературе крупные регионы Земли называли областями, однако в последние десятилетия как зоологи, так и особенно ботаники часто обозначают их как царства (Голарктическое царство, Нетропическое царство и т.д.). В данной статье мы придерживаемся консервативной позиции.

царство называется «Nördliches extratropisches oder boreales Florenreich»».

Последнее немецкое название переводится как «Северное внетропическое или бореальное растительное царство». Однако, как показали наши изыскания, сведения А.Л. Тахтаджяна верны лишь частично.

В предисловии к своей сводке, датированном октябрём 1886 г., Анджело Хейлприн[5] (Heilprin 1887: VIII, 1894: VIII) признался, что причины объединения двух регионов Палеарктики и Неарктики в один первичный регион он впервые изложил в своей статье в декабре 1882 г., а само название «the Holarctic» использовано им в соответствии с предложением Алфреда Ньютона (Alfred Newton, 1829–1907), британского профессора из Кембриджа. Однако это объединение вызвало возражения со стороны А. Уоллеса и проф. Т. Гилла в журнале «Nature».

Действительно, в начале 1883 г.[6] была опубликована забытая нынче статья А. Хейлприна «О значении “Неарктики” как одной из главных зоологических областей», в которой тот детально проанализировал состав фауны наземных позвоночных Северной Америки в сопоставлении с соседними регионами (Heilprin 1883a). Его доклад был представлен 26 декабря 1882 г. на заседании Филадельфийской академии естественных наук под председательством её президента профессора Джозефа Лейди (Joseph Leidy, 1823–1891), который считается основателем палеонтологии позвоночных в Северной Америке и которому, кстати, потом А. Хейлприн и посвятил свою книгу по зоогеографии (Heilprin 1887, 1894).

В начале статьи А. Хейлприн (Heilprin 1883a: 316) отметил, что среди общепринятых шести зоогеографических регионов мира, предложенных Ф. Склэтером и поддержанных А. Уоллесом, статус Неарктики уже вызывал различные толкования среди зоологов. Он сослался на то, что сам же А. Уоллес (Wallace 1876a: 66) поставил вопрос о том, должна ли Неарктика рассматриваться: а) как самостоятельный регион или же б) лишь как часть Палеарктического или Неотропического региона.

По признанию Уоллеса, профессор Томас Гексли (Thomas Henry Huxley, 1825–1895) и Эдуард Блит высказались в пользу самостоятельности Неарктики, тогда как шотландский натуралист Эндрю Муррей (Andrew Dickson Murray, 1812–1878), изучавший млекопитающих и насекомых,[7] и орнитолог А. Ньютон склонялись ко второму варианту. Сам А. Уоллес (Wallace 1876a: 66) полагал, что Неарктика в целом является таким же хорошо выраженным регионом, как и Палеарктика.

[5]*Анджело Хейлприн* (Angelo Heilprin, 31 марта 1853 – 17 июля 1907) – американский геолог, палеонтолог, путешественник-альпинист и художник. Родился в венгерской части Австро-Венгрии. В 1856 семья, сочувствовавшая борьбе за независимость от Австрии, эмигрировала в США. Через 20 лет вернулся в Европу для завершения образования. Учился в геологических школах Лондона, Вены, Флоренции и Женевы. Посетил родственников в Венгрии и Польше, обследовал Карпаты. В 1880 стал профессором палеонтологии беспозвоночных и геологии в Академии естественных наук в Филадельфии (по 1900), с 1883 по 1892 – там же куратор музея. В 1885–1890 был также профессором геологии Вагнеровского свободного института науки в Филадельфии. Кроме того, член Американского философского общества, первый президент Географического общества Филадельфии, член-основатель Американского горного клуба (1902). Посетил Аляску, Флориду, Бермудские острова, где подтвердил идею Ч. Дарвина о происхождении коралловых рифов, Мексику, где изучал вулканы. В 1891 участвовал в экспедиции Роберта Пири в Гренландию, доказавшей, что это – остров. В 1902 первым обследовал кратер вулкана Пеле на острове Мартиника, сделав уникальные фотографии после катастрофического извержения, уничтожившего город. Автор многих книг и статей по геологии, географии, палеонтологии и зоологии, эволюционист.

[6]На обороте титульной страницы тома за 1882 год указано, что страницы 315–330 были представлены в напечатанном виде (“printed copies”) на заседании Филадельфийской академии 6 февраля 1883 (“February 6, 1883”), а страницы 331–346 30 января (“January 30, 1883”) соответственно. Возможно, последнее следует воспринимать как описку.

[7]В своей капитальной сводке по географическому распространению млекопитающих Эндрю Муррей (Murray 1866: 304) разбил сушу на 4 главных провинции примерно равной величины («four great primary provinces of nearly equal value»). Это – 1) *Европейско-Азиатская*, примерно соответствующая Палеарктике, со Скандинавским, Средиземноморским и Монгольским округами (districts); 2) *Африкано-Индийская*, включая Африку южнее Сахары и Индо-Малайский округ; 3) *Австралийская*, включая Австралию, Новую Гвинею и Полинезию, а также 4) *Амери-*

Не будучи специалистом по зоологии позвоночных, А. Хейлприн всё же решился вновь изучить поставленные А. Уоллесом вопросы о статусе Неарктики. Для этого он обратился к статистическому анализу региональных фаун на уровне семейств, родов и видов, используя данные, приведённые в сводке Уоллеса (Wallace 1876a, b). Наиболее подробно А. Хейлприн рассмотрел списки фаун млекопитающих. Оказалось, что на уровне семейств Неарктика практически равноудалена от Палеарктики и Неотропической области (Heilprin 1883a: 318), однако на уровне родов она значительно теснее связана с евразиатской фауной, т.е. с Палеарктикой (Heilprin 1883a: 320). Проанализировав объём неэндемичных, но характерных родов по числу их видов, А. Хейлприн (Heilprin 1883a: 326–327) привёл список из 30 видов, общих (или практически не различимых) для Неарктики и Палеарктики (4 вида под вопросом).

А. Хейлприн (Heilprin 1883a: 323) отметил также обеднённый характер териофаун Палеарктики и Неарктики и малое число эндемиков по сравнению с другими главными регионами суши. Однако если их объединить, то единый регион получает бóльшую выраженность по своему составу, особенно с учётом характерных таксонов, и будет вполне соответствовать статистическим характеристикам Неотропического, Ориентального, Австралийского и Эфиопского регионов.

Таким же образом, хотя и более сжато, им были рассмотрены фауны хвостатых и бесхвостых амфибий, змей, ящериц и черепах. Данные по этим группам, на наш взгляд, были менее убедительны, хотя сам А. Хейлприн (Heilprin 1883a: 333–334) толковал их в пользу объединения Палеарктики и Неарктики.

В итоге он (Heilprin 1883a: 334) пришёл к выводу, что наземная фауна позвоночных Неарктики явно принадлежит к типу фауны Старого Света, а не к Неотропическому региону и неразрывно связана с Палеарктикой. На основе этого он предложил объединить Неарктику с Палеарктикой в единый регион, для которого предложил название *Триарктика* (“the *Triarctic*”, p. 334, footnote), поскольку три «континента» омываются Ледовитым океаном (the Arctic Sea).[8] Важно заметить, что для большей характерности Неарктики, А. Хейлприн предложил причислять фауны Соноры и Нижней Калифорнии, а также Техаса и Флориды к Неотропическому региону.

По мнению А. Хейлприна (Heilprin 1883a: 334), тяготение к Палеарктике демонстрирует также фауна наземных и пресноводных моллюсков Северной Америки, многие характерные роды которых очень скудно представлены в Неотропическом регионе. То же относится и к фауне бабочек, хотя представительство неотропических форм на юге США хорошо выражено.

Возражения против объединения Неарктики с Палеарктикой в единый регион *Триарктику* не заставили себя долго ждать. Уже 22 апреля 1883 г. в еженедельном журнале «Nature», выходящем в Лондоне и Нью-Йорке, против идеи А. Хейлприна категорически выступил А. Уоллес (Wallace 1883). Он отметил, что «наилучшее деление» суши на зоологические регионы не может решаться с одной только позиции и что для этого необходимо учитывать разные соображения, в частности *особенность* (peculiarity), связанную с *отсутствием* широко распространённых групп (отрицательная черта фауны), а также географическую *индивидуальность* (geographical individuality) фауны. Отсутствие в Новом Свете многих семейств и родов млекопитающих, а также отсутствие или редкость важных семейств, как и отсутствие широко распространённых родов птиц, характерных для Старого Света, должны иметь большой вес (great

канская провинция, состоящая из Северной и Южной Америк. Помимо этого, монография интересна обзором предыдущих схем глобального районирования и тем, что её автор был приверженцем теории Чарлза Дарвина. В статье по распространению жесткокрылых насекомых он (Murray 1873: 7 и 71) выделил три главных региона («stirps»): 1) Индо-Австралийский, 2) Бразильский и 3) серию из 8 «microtypical stirps», включая Европу, Азию, северо-восток Америки, северо-запад Америки, Чили, Австралию, Новую Зеландию и Полинезию. Э. Муррей (Murray 1873: 34) также полагал, что Северная Америка не имеет своей особой фауны и флоры и представляет собою смесь микротиповых и Бразильской stirpes. Третий регион, включающий такие разнородные «microtypical stirps» как Европа и Австралия, по словам самого Муррея, вызвал удивление у его коллег.

[8]Довольно частая ошибка (см. также: Reinig 1937: 107), нередко повторяющаяся и в наши дни: правильнее было бы сказать «три части Света», так как Европа и Азия, будучи разными частями Старого Света, образуют единый континент Евразию!

weight) для решения вопроса о самостоятельности (или нет) региона.

Географическая индивидуальность Неарктики и Палеарктики, по мнению А. Уоллеса (Wallace 1883), также не менее важна. Что же касается выравнивания фаун по количественным показателям, за что ратовал А. Хейлприн, то в любом случае какой-либо зоогеографический район всегда будет выделяться своей специфичностью по тем или иным группам животных. Меньшая выраженность специфических групп в умеренных и холодных частях суши (по сравнению с тропиками) вызвана большой экстремальностью климата, что не позволило сохраниться многим древним и специализированным животным, в отличие от более однородных тёплых районов. С учётом этого обстоятельства индивидуальность Неарктики ("Neoarctic") и Палеарктики ("Palæarctic") хорошо заметна. Поэтому вряд ли стоит объединять их под «несколько неуклюжим термином» *Триарктика* (Wallace 1883: 482).

В своём ответе А. Хейлприн (Heilprin 1883b), соглашаясь с мнением А. Уоллеса о важности учёта отрицательных черт фаун, подчеркнул не меньшую важность позитивных черт, т.е. *наличие* тех или иных групп. Он также указал, что при объединении Неарктики и Палеарктики в единую *Триарктику* последняя получает более чёткую выраженность как по негативным, так и по позитивным чертам, сравнимую с другими главными регионами суши. Кроме того, если оперировать только отрицательными чертами фауны, то запад Палеарктики (Европа) заметно отличается от остальной её части. Одновременно А. Хейлприн сообщил, что проф. Алфред Ньютон, изучавший птиц, пришёл к тем же выводам, что и он сам, но предложил вместо названия «Триарктика» использовать «Holarctic», с чем А. Хейлприн (Heilprin 1883b) согласился. Так в литературе впервые появился этот термин.

В июне 1883 г. с критикой выступил Теодор Гилл (Gill 1883: 124), который, помимо рыб, изучал также млекопитающих и моллюсков. Признав А. Хейлприна хорошо информированным и искусным диалектиком (a skilful dialectician), а также, пересчитав его данные по млекопитающим, но без учёта морских видов, Т. Гилл пришёл к выводу о заметных различиях между наземными териофаунами Неарктики и Палеарктики, которые вполне сопоставимы с различиями между последней и «Индийским регионом» (= Ориентальная или Индо-Малайская область).

Он напомнил о своей идее (Gill 1875: 255) объединения Неарктики, Палеарктики и Индийского региона в более крупный биогеографический блок *Ценогея* ("Cænogæa") в противовес *Эогее* ("Eogæa"), объединяющей Африку, Южную Америку и Австралию. Однако Т. Гилл почему-то не упомянул о своём «Арктогейском регионе», охватывающем Европу, северную Азию и Северную Америку, который вполне можно рассматривать как предтечу Голарктики.

Он также выразил сомнение в возможности выявлять ранговую границу между зоогеографической областью или подобластью на основе только количественных (процентных) данных. В своей заметке Теодор Гилл (Gill 1883: 124) использовал термины «the Arctamerican region» как синоним Неарктики и «Holarctic region» как синоним «Триарктики» А. Хейлприна.

К критике А. Уоллеса и Т. Гилла А. Хейлприн вернулся вновь 20 ноября 1883 г. на заседании Академии естественных наук Филадельфии (Heilprin 1884).[9] В статье были перепечатаны заметки указанных оппонентов, а также его уже опубликованный ответ А. Уоллесу. Возражая Т. Гиллу в отношении количественных данных, А. Хейлприн указал, что использовать их для различения ранга области или подобласти надо главным образом на основе здравого смысла. Например, если специфика некоей фауны выражается в 90%, то та значительно сильнее отличается от других, нежели в случае 64%.

Он (Heilprin 1884: 275) также указал на некоторые ошибки у «выдающегося натуралиста из Вашингтона» в отношении списка млекопитающих Неарктики. По мнению А. Хейлприна, изъятие из анализа морских видов не влияет на полученные им выводы, так как разница между териофаунами с ними или без них составляет всего лишь от 2% до 5%. В заключение он отметил, что аргументы Уоллеса и Гилла не изменили его мнения о необходимости объединения Палеарктики и Неарктики в единую зоогеографическую область. Тем не менее в том же году А. Уоллес (Wallace 1894: 613) вновь высказался против объ-

[9]Статья была напечатана 15 января 1884 г.

единения Неарктики и Палеарктики в единую область.

Несмотря на свою давность, указанная дискуссия остаётся интересной ещё и тем, что в её ходе были поставлены важные теоретические вопросы зоогеографии, актуальные до сих пор.

Приведённый исторический экскурс показывает, что термин «Голарктика» не принадлежит палеонтологу А. Хейлприну, как полагали ранее (Дарлингтон [Darlington] 1966: 354; [Takhtajan] Тахтаджян 1978: 27), а лежащая в основе концепция была построена им на базе количественного сопоставления данных по фауне наземных позвоночных (млекопитающие, амфибии и рептилии). Тем не менее она сразу же вызвала возражения у известных зоологов того времени. Поэтому удивительно, что в современных сводках концепция Голарктики принимается как общепринятая, без оценки реального сходства или различий между фаунами Палеарктики или Неарктики.

Как известно, разные группы животных могут демонстрировать различные варианты географического распространения (Günther 1858; Wallace 1876a, b, 1894; Гептнер [Heptner] 1936; Берг [Berg] 1949; Белышев [Belyshev] 1960, 1985; Старобогатов [Starobogatov] 1964; [Darlington] Дарлингтон 1966; Рустамов [Rustamov] 1968; Bănărescu and Boşcaiu 1978; Borkin 1999; Боркин и Литвинчук [Borkin and Litvinchuk] 2013).

В данной статье мы анализируем концепцию Голарктики, используя фауну амфибий Северного полушария, поскольку она также была рассмотрена А. Хейлприным, а мы являемся специалистами именно по данной группе животных (Боркин [Borkin] 1998; Borkin 1998, 1999; Боркин и Литвинчук [Borkin and Litvinchuk] 2012, 2013).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для оценки самостоятельности (или нет) Палеарктики и Неарктики мы применили тот же метод, что и А. Хейлприн в отношении главным образом млекопитающих, т.е. количественный анализ сходства (различия) фаун на разных таксономических уровнях. Однако, помимо подсчёта числа общих для регионов таксонов и процентных долей эндемиков, нами был также использован индекс Чекановского–Сёренсена (Czekanowski–Sørensen coefficient):

$$I_{CS} = 2a / (n_1 + n_2),$$

где *a* – число вариантов, общих для обоих сравниваемых списков, n_1 – число вариантов в 1-м списке и n_2 – число вариантов во 2-м списке (при сравнении двух списков). Эту формулу представляют также в более развёрнутом виде:

$$I_{CS} = 2a / (2a + b + c),$$

где *a* – число вариантов, *общих* для обоих сравниваемых списков, *b* – число вариантов, имеющихся *только* в 1-м списке, и *c* – число вариантов, имеющихся *только* во 2-м списке (при сравнении двух списков).

Данный показатель известен также как индекс Дайса (Dice), индекс Уиттеккера (Whittaker), индекс совпадений (см. Хэйек 2003: 224), а также под другими названиями. В американской герпетогеографической литературе он фигурирует как «фактор фаунистического сходства» (Faunal Resemblance Factor, Duellman 1979: 402) или «коэффициент биогеографического сходства» (Coefficient of Biogeographical Resemblance, Duellman 1990), на что нами было указано ранее (Borkin 1999: 332).

Индекс Чекановского–Сёренсена линейно зависит от различий сравниваемых фаунистических списков по числу видов, а также от относительного числа общих видов в сравниваемых списках; он линейно связан с мерой абсолютного сходства (Песенко [Pesenko] 1982: 141). Поэтому этот индекс оценивается как наиболее адекватный при измерении сходства между списками по качественным данным (*там же*: 142). Следует отметить, что, как и ряд других, индекс Чекановского–Сёренсена имеет диапазон от 0 до 1 и может быть выражен в процентах.

В отличие от стандартных зоогеографических сводок, где обычно используют отдельные, выборочные примеры, мы проанализировали *полные* фауны амфибий по пяти зоогеографическим регионам, составив их списки на уровне родов, подсемейств и семейств (см. Приложение 1). Во многих случаях (пограничные зоны регионов) по литературным данным выяснялось распространение тех или иных видов амфибий.

Границы и состав фауны амфибий Палеарктики описаны нами ранее (Боркин [Borkin] 1998; Borkin 1998, 1999) с дополнениями и некоторыми изменениями (Боркин и Литвинчук [Borkin and Litvinchuk] 2012, 2013). В последнем списке родовое название *Strauchophryne* Borkin et Litvinchuk,

2013 следует считать младшим синонимом *Strauchbufo* Fei, Ye et Jiang, 2012.

Полезно отметить, что мы лично коллектировали амфибий и/или знакомились с ландшафтами во многих районах Палеарктики. На севере Африки – это испанская Сеута (*С.Л.*), Тунис (оба автора) и Египет (*С.Л.*), на Ближнем Востоке – Израиль (*С.Л.*) и юг Йемена (*Л.Б.*), в Малой Азии – Турция (оба автора). Мы также посетили многие страны на западе, в центре и на востоке Европы: от Испании, Италии (*С.Л.*) и Балкан до Швеции и Финляндии (оба автора) и от Великобритании (*Л.Б.*) до Польши (оба автора) и Румынии (*С.Л.*). Более детально нами были изучены различные регионы России, как в европейской, так и в азиатской её частях, а также все бывшие республики Советского Союза.

В Центральной Азии мы оба работали в Монголии, побывали в китайском Синьцзяне (*Л.Б.*). На востоке Китая мы также проехали от реки Амур (город Хэйхэ) в Маньчжурии на севере до Пекина и от Шанхая до гор Хуаншань (провинция Аньхой, *Л.Б.*); оба в разное время посетили Сино-Тибетские горы (провинция Сычуань) на юго-западе, а также северный склон хребта Циньлин (провинция Шэньси, *С.Л.*). Кроме того, в зоогеографическом плане были полезны наши экспедиции по Западным Гималаям и на западной окраине Тибета (северо-запад Индии, штаты Джамму и Кашмир и Химачал-Прадеш; оба автора).

В американской герпетологической литературе можно найти два варианта южной границы Неарктики, принципиальные различия между которыми касаются зоогеографической демаркации юга полуострова Флорида на востоке и самого юга полуострова Калифорния на западе континента.

I. В первом варианте (Duellman 1999, fig. 1:1; Duellman and Sweet 1999) Неарктика включает Канаду, полностью США и север Мексики, точнее – весь полуостров Калифорния (Baja California), пустыни Сонора и Чиуауа (Chihuahua), а также прибрежную равнину Тамаулипас (Tamaulipas). Близкие схемы можно найти и в отечественных сводках зоогеографов (см., например, Пузанов [Puzanov] 1938: 156; Бобринский и Гладков [Bobrinsky and Gladkov] 1961: 64).

II. В другом варианте (Church et al. 2008: 85) юг Флориды и южную оконечность полуострова Калифорния относят к Неотропической области. Иногда к последней добавляют также крайний юг Техаса (Bolaños et al. 2008: 92). Этот вариант также нередко встречается в сводках биогеографов (например, Леме [Lemée] 1976: 41; Крыжановский [Kryzhanovsky] 2002, вклейка 1).

Физиографически полуостровная Флорида входит в состав так называемого «естественного» региона на востоке Северной Америки, именуемого *Атлантической прибрежной равниной* (Atlantic Coastal Plain), которую относят к Неарктике (Duellman and Sweet 1999: 50, fig. 2:8). На полуострове Флорида обитают 14 нативных видов хвостатых и бесхвостых амфибий, южные границы распространения которых проходят здесь поразному (см.: Duellman and Sweet 1999, table 2:9, fig. 2:18 и 2:20).

Субтропический Тамаулипасский регион (Tamaulipan Region), охватывающий прибрежный северо-восток Мексики и примыкающий юго-западный Техас (Duellman and Sweet 1999, fig. 2:7), насчитывает 21 вид хвостатых и бесхвостых амфибий, относящихся ареалогически преимущественно к Неарктике, но частично и к Неотропической области. Этот регион образует самую южную часть Атлантической прибрежной равнины (Duellman and Sweet 1999: 51 и 74, table 2:9).

В Неарктике нам (*Л.Б.*) удалось лично ознакомиться с элементами герпетофауны и ландшафтами тихоокеанского побережья США (от Сан-Франциско до Сиэтла), юга Канады (от Ванкувера до Монреаля), среднего запада (от Канзаса до Мичигана) и атлантического побережья США (Вашингтон – Нью-Йорк). Можно заметить, что некоторые ландшафты Северной Америки внешне весьма напоминают таковые в Евразии, хотя в них обитают разные амфибии.

Для лучшего понимания степени сходства (различий) между фаунами амфибий Палеарктики и Неарктики мы также оценивали их сходство с батрахофаунами соседних зоогеографических регионов. Это – Афротропическая (= Эфиопская) область, которая включает Мадагаскар и Сейшельские острова, Ориентальная (= Индо-Малайская) и Неотропическая области. В этих регионах мы проводили полевые исследования на Сейшельских островах (*Л.Б.*), а также на западе Индии (штаты Раджастхан и Гуджарат, оба автора).

В отношении фаунистического деления мировой суши мы следовали консервативному подходу, в целом придерживаясь общепринятой

схемы Склэтера–Уоллеса из шести областей (см., например: Пузанов [Puzanov] 1938: 155; Дарлингтон [Darlington] 1966: 12; Duellman 1999, fig. 1:1). Обсуждение иных точек зрения на глобальное районирование не входит в задачи данной статьи. Можно лишь отметить, что, например, Н.А. Бобринский и Н.А. Гладков ([Bobrinsky and Gladkov] 1961: 65) различали 8 зоогеографических областей, объединённых в 4 «суши», или «геи». Ещё более дробное членение на 4 царства (или доминиона) и 13 областей предложил энтомолог О.Л. Крыжановский ([Kryzhanovsky] 2002: 21–22), который, по его словам, пытался синтезировать классическую схему Склэтера–Уоллеса с классификацией ботанико-географов (Тахтаджян [Takhtajan] 1978).

Для уточнения принятого ныне таксономического положения ряда таксонов разного ранга мы использовали различные сводки и ревизии, а также ежегодно обновляемую электронную базу данных по мировой фауне амфибий (Frost 2014), в которой содержатся многочисленные ссылки по данной теме.

Сведения о литературе по батрахофауне Палеарктики можно найти в наших предыдущих публикациях (Borkin 1998, 1999; Боркин и Литвинчук [Borkin and Litvinchuk] 2013). К списку батрахофауны этой зоогеографической области следует добавить три новых вида углозубов, описанных из Японии (Nishikawa and Matsui 2014). Изменения в таксономии на уровне родов, подсемейств и семейств отражены в Приложении 1.

По систематике и филогении амфибий, обитающих в других зоогеографических регионах, в последнее десятилетие также было издано множество важных работ. Помимо публикаций по всем трём отрядам амфибий (Frost et al. 2006; Roelants et al. 2007; Blackburn and Wake 2011; Che et al. 2011; Pyron and Wiens 2011), актуальны работы по хвостатым амфибиям (Zhang et al. 2006, 2008; Литвинчук и Боркин [Litvinchuk and Borkin] 2009: 463–471; Vieites et al. 2009, 2011; Zhang and Wake 2009; Peng et al. 2010; Zheng et al. 2011; Dubois and Raffaëlli 2012; Shen et al. 2013 и другие).

В частности рекомендуется (Dubois and Raffaëlli 2012: 106) для обозначения этого отряда использовать название Urodela Duméril, 1805 вместо Caudata Fischer von Waldheim, 1813, хотя это оспаривается другими авторами, которые считают, что «Urodèles Duméril, 1805» относится к семейству и является не-латинским (см. Frost et al. 2006: 356; Frost 2014).

Необходимо добавить, что в отличие от электронной базы данных (Frost 2014) мы признаём самостоятельность эндемичного для Неарктики семейства гигантских амбистом Dicamptodontidae Tihen, 1958 (Табл. 1), что принято и другими авторами (например, Vieites et al. 2009, fig. 2; Zhang and Wake 2009: 503–504; Blackburn and Wake 2011: 46; Pyron and Wiens 2011, fig. 1; Shen et al. 2013, fig. 4), а также деление Proteidae Gray, 1825 на два монотипических подсемейства: Proteinae Gray, 1825 и Necturinae Fitzinger, 1843, хотя, возможно, последние заслуживают ранга самостоятельных семейств (Zhang and Wake 2009: 504; Blackburn and Wake 2011: 46–47).

В плане надродовой систематики и филогении бесхвостых амфибий нами учитывались новые данные также и по соседним с Палеарктикой и Неарктикой регионам (Biju and Bossuyt 2003; Chen et al. 2005; Dubois et al. 2005; Faivovich et al. 2005; Hillis and Wilcox 2005; Roelants and Bossuyt 2005; Smith et al. 2005; Bossuyt et al. 2006; Frost et al. 2006; Grant et al. 2006; Van Bocxlaer et al. 2006, 2009, 2010; Che et al. 2007a, b, 2011; van der Meijden et al. 2007; Roelants et al. 2004, 2007; Hedges et al. 2008; Heinicke et al. 2009; Hua et al. 2009; Stuart 2009; Wiens et al. 2009, 2010; Blackburn et al. 2010; Blackburn and Wake 2011; Pyron and Wiens 2011; Fouquet et al. 2012; de Sa et al. 2012; Blotto et al. 2013; Barej et al. 2014; Frost 2014; Padial et al. 2014 и другие).

Следует отметить, что в отличие от электронной сводки (Frost 2014), мы рассматриваем палеарктическое семейство Discoglossidae Günther, 1858 sensu stricto (= Colodactylidae Dubois, 1987) в качестве самостоятельного (Табл. 1). Ориентальный род *Zakerana* Howlader, 2011 отнесён в синонимы рода *Minervarya* Dubois, Ohler et Biju, 2001 (см. Hasan et al. 2014: 400).

Современные сведения о систематике безногих амфибий можно найти в ряде работ последнего десятилетия (например: Roelants et al. 2007; Blackburn and Wake 2011; Pyron and Wiens 2011; Wilkinson et al. 2011; Kamei et al. 2012; Maddin et al. 2012; San Mauro et al. 2012).

Однако следует заметить, что таксономия на уровне семейств/подсемейств амфибий пока ещё не стабилизирована. Некоторые нововведения вызывают дискуссии и, скорее всего, неизбежно

последуют дальнейшие изменения. Так, например, ряд авторов разделяет семейство Plethodontidae Gray, 1850 не на два, а на четыре подсемейства: Bolitoglossinae Hallowell, 1856, Hemidactyliinae Hallowell, 1856, Plethodontinae Gray, 1850 и Spelerpinae Cope, 1859 (см. Pyron and Wiens 2011: 546 и 581).

Дендрограммы по индексам Чекановского–Сёренсена построены с помощью программы Multidendrograms-3.2.0 (Fernández and Gómez 2008). Кластеризацию проводили по методу Варда (Ward 1963).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сопоставление фаун амфибий Палеарктики и Неарктики, а также соседних с ними зоогеографических регионов мы проводили с учётом четырёх таксономических уровней: отряд, семейство, род и вид.

1. Отряды. На этом уровне различий между Палеарктикой и Неарктикой нет как по положительным, так и по отрицательным признакам (Табл. 1). В обоих регионах широко представлены хвостатые (Caudata) и бесхвостые (Anura) амфибии, но отсутствуют безногие (Gymnophiona).

2. Семейства. В Табл. 1 приведено распределение семейств амфибий по пяти (из шести) главным зоогеографическим регионам мира. Палеарктика и Неарктика по числу семейств амфибий (17 и 19 соответственно) близки друг другу. Это же относится и к числу эндемичных семейств: 4 в Палеарктике и 4 (или 3) в Неарктике (в зависимости от проведения её южной границы по варианту I или II, см. с. 443). Однако структура этого эндемизма по отрядам амфибий различна.

В Палеарктике ***эндемичные семейства*** характерны только для бесхвостых амфибий (4 из 12, или 33%). Это – жабы-повитухи, Alytidae Fitzinger, 1843; дископязычные лягушки, Discoglossidae sensu stricto; чесночницы, Pelobatidae Bonaparte, 1850 и крестовки, Pelodytidae Bonaparte, 1850, что составляет 24 % от общего числа семейств амфибий в регионе (17). Любопытно, что все эти эндемичные семейства распространены исключительно на западе Палеарктики. Эндемизм среди хвостатых амфибий выражен на уровне лишь двух подсемейств настоящих саламандр, Salamandridae Goldfuss, 1820 (Salamandrinae Goldfuss, 1820 и Salamandrininae Fitzinger, 1843), которые также обитают в западной части этой зоогеографической области.

Неарктика (в I варианте южной границы – см. с. 443) также обладает 4 эндемичными семействами, т.е. 21% от общего числа семейств амфибий в регионе (19), но три из них относятся к отряду хвостатых (всего 9) и лишь одно – к отряду бесхвостых амфибий (всего 10). Это – амфиумы, Amphiumidae Gray, 1825; гигантские амбистомы, Dicamptodontidae; олимпийские саламандры, Rhyacotritonidae Tihen, 1958 и хвостатые лягушки, Ascaphidae Fejérváry, 1823. Все эти семейства монотипичны, т.е. содержат только по одному роду, и очень бедны видами. Таким образом, их можно расценивать как древних реликтов. Любопытно, что эндемичные семейства Caudata представлены только в Неарктике, но отсутствуют в других зоогеографических областях мира.

Общими между Палеарктикой и Неарктикой являются 8 семейств (Табл. 1 и 2). Среди хвостатых амфибий это – скрытожаберники, Cryptobranchidae Fitzinger, 1826; безлёгочные саламандры, Plethodontidae; протеи, Proteidae Gray, 1825 и настоящие саламандры, Salamandridae, что составляет 50% от всех семейств хвостатых амфибий. Plethodontidae представлены общим для двух регионов подсемейством Plethodontinae, а Salamandridae – подсемейством Pleurodelinae Tschudi, 1838.

Среди бесхвостых амфибий Палеарктику и Неарктику объединяют также четыре семейства: жабы, Bufonidae Gray, 1825; квакши, Hylidae Rafinesque, 1815 (подсемейство Hylinae Rafinesque, 1815); узкороты, Microhylidae Günther, 1858 (подсемейство Microhylinae Günther, 1858) и настоящие лягушки, Ranidae Rafinesque, 1814. В отличие от хвостатых амфибий (кроме Plethodontidae), все эти семейства принадлежат к широко распространённым и многочисленным группам, обитающим на разных континентах обоих полушарий Земли.

Однако сходство Палеарктики и Неарктики с соседними зоогеографическими регионами ещё выше, исключая Афротропическую область (Табл. 1 и 2). Так, для Палеарктики и Ориентальной области общими являются 11 семейств. Три семейства хвостатых амфибий включают Cryptobranchidae, Hynobiidae Cope, 1859 (подсемейство Hynobiinae Cope, 1859) и Salamandridae (подсемейство Pleurodelinae). Среди восьми семейств бесхвостых амфибий – Bombinatoridae Gray, 1825, Bufonidae,

Таблица 1. Распределение отрядов и семейств амфибий по зоогеографическим регионам. *Пал* – Палеарктика, *Неа* – Неарктика, *Ори* – Ориентальная (= Индо-Малайская), *Афр* – Афротропическая (= Эфиопская) и *Нео* – Нетропическая области; + = есть, – = нет, *е* = эндемик. *Справа (в скобках) приведены фаунистические данные и подсчёты в случае принятия II варианта южной границы Неарктики (без южной Флориды и южной оконечности полуострова Калифорния; см. с. 443).

Table 1. Distribution of amphibian families in zoogeographic regions. Symbols in columns: *Pal* means Palearctic, *Nea* – Nearctic, *Ori* – Oriental, *Afr* – Afrotropical (= Ethiopian), and *Neo* – Neotropical realms; + = present, – = absent, and *e* means a family endemic to given realm. *In columns faunistic data and calculations based on the II variant of the southern border of the Nearctic Realm (the southern parts of Florida and California peninsulae excluded; see p. 443) are situated to the right.

Семейство (Family)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
Ordo CAUDATA	+	+	+	–	+
Ambystomatidae	–	+	–	–	+
Amphiumidae	–	e (+)*	–	–	– (+)*
Cryptobranchidae	+	+	+	–	–
Dicamptodontidae	–	e	–	–	–
Hynobiidae	+	–	+	–	–
Plethodontidae	+	+	–	–	+
Proteidae	+	+	–	–	–
Rhyacotritonidae	–	e	–	–	–
Salamandridae	+	+	+	–	– (+)*
Sirenidae	–	+	–	–	+
Итого Total:	5	9	3	0	3/5*
Эндемики Endemics (%)	0	2 (22)–3 (33)*	0	0	0
Ordo ANURA	+	+	+	+	+
Allophrynidae	–	–	–	–	e
Alsodidae	–	–	–	–	e
Alytidae	e	–	–	–	–
Aromobatidae	–	–	–	–	e
Arthroleptidae	–	–	–	e	–
Ascaphidae	–	e	–	–	–
Batrachylidae	–	–	–	–	e
Bombinatoridae	+	–	+	–	–
Brachycephalidae	–	–	–	–	e
Brevicipitidae	–	–	–	e	–
Bufonidae	+	+	+	+	+
Calyptocephalellidae	–	–	–	–	e
Centrolenidae	–	–	–	–	e
Ceratobatrachidae	–	–	+	–	–
Ceratophryidae	–	–	–	–	e
Conrauidae	–	–	–	e	–
Craugastoridae	–	+	–	–	+
Cycloramphidae	–	–	–	–	e
Dendrobatidae	–	–	–	–	e
Dicroglossidae	+	–	+	+	–
Discoglossidae	e	–	–	–	–
Eleutherodactylidae	–	+	–	–	+
Heleophrynidae	–	–	–	e	–
Hemiphractidae	–	–	–	–	e
Hemisotidae	–	–	–	e	–
Hylidae	+	+	+	–	+
Hylodidae	–	–	–	–	e
Hyperoliidae	–	–	–	e	–
Leptodactylidae	–	+	–	–	+

Таблица 1. (*Продолжение*)

Семейство (Family)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
Mantellidae	–	–	–	e	–
Megophryidae	+	–	+	–	–
Micrixalidae	–	–	e	–	–
Microhylidae	+	+	+	+	+
Nasikabatrachidae	–	–	e	–	–
Nyctibatrachidae	–	–	e	–	–
Odontobatrachidae	–	–	–	e	–
Odontophrynidae	–	–	–	–	e
Pelobatidae	e	–	–	–	–
Pelodytidae	e	–	–	–	–
Petropedetidae	–	–	–	e	–
Phrynobatrachidae	–	–	–	e	–
Pipidae	–	–	–	+	+
Ptychadenidae	–	–	–	e	–
Pyxicephalidae	–	–	–	e	–
Ranidae	+	+	+	+	+
Ranixalidae	–	–	e	–	–
Rhacophoridae	+	–	+	–	–
Rhinodermatidae	–	–	–	–	e
Rhinophrynidae	–	+	–	–	+
Scaphiopodidae	–	+	–	–	+
Sooglossidae	–	–	–	e	–
Telmatobiidae	–	–	–	–	e
Итого Total:	12	10	13	18	25
Эндемики Endemics (%)	4 (33)	1 (10)	4 (31)	13 (72)	15 (60)
Ordo GYMNOPHIONA	–	–	+	+	+
Caeciliidae	–	–	–	–	e
Chikilidae	–	–	e	–	–
Dermophiidae	–	–	–	+	+
Herpelidae	–	–	–	e	–
Ichthyophiidae	–	–	e	–	–
Indotyphlidae	–	–	+	+	–
Rhinatrematidae	–	–	–	–	e
Scolecomorphidae	–	–	–	e	–
Siphonopidae	–	–	–	–	e
Typhlonectidae	–	–	–	–	e
Итого Total:	0	0	3	4	5
Эндемики Endemics (%)	0	0	2 (67)	2 (50)	4 (80)
ИТОГО TOTAL	17	19	19	22	33/35*
ЭНДЕМИКИ ИТОГО ENDEMICS TOTAL (%)	4 (24)	4 (21)–3 (16)*	6 (32)	15 (68)	19 (58/54)*

Таблица 2. Сходство зоогеографических регионов на уровне семейств амфибий. *Пал* – Палеарктика, *Неа* – Неарктика, *Ори* – Ориентальная (= Индо-Малайская), *Афр* – Афротропическая (= Эфиопская) и *Нео* – Неотропическая области. В *верхней* половине таблицы указано общее число семейств для данной пары регионов, *в нижней* – значения коэффициента Чекановского–Сёренсена. *Подсчёты для I и II вариантов южной границы Неарктики (с или без южной Флориды и южной оконечности полуострова Калифорния; см. с. 443).

Table 2. Similarity between zoogeographic regions based on amphibian families. Abbreviations are: *Pal* means Palearctic, *Nea* – Nearctic, *Ori* – Oriental, *Afr* – Afrotropical (= Ethiopian), and *Neo* – Neotropical realms. *Above:* numbers of families in common to two regions, *below:* values of the Czekanowski–Sørensen Coefficient. *Calculations based on the I or II variants of the southern border of the Nearctic Realm (with or without the southern parts of Florida and California peninsulae; see p. 443).

Регион Region	Палеарктика Palearctic	Неарктика Nearctic	Ориентальная Oriental	Афротропическая Afrotropical	Неотропическая Neotropical
Пал Pal	–	8	11	4	5/7*
Неа Nea	0.44	–	6	3	12/14*
Ори Ori	0.61	0.32	–	5	4/5*
Афр Afr	0.21	0.15	0.24	–	5
Нео Neo	0.20/0.28*	0.46/0.54*	0.15/0.19[1]	0.18	–

Dicroglossidae Anderson, 1871 (подсемейство Dicroglossinae Anderson, 1871), Hylidae (подсемейство Hylinae), Megophryidae Bonaparte, 1850, Microhylidae (подсемейство Microhylinae), Ranidae и Rhacophoridae Hoffman, 1932 (оба подсемейства).

С Афротропической областью Палеарктику объединяют лишь 4 семейства бесхвостых амфибий. Это – Bufonidae, Dicroglossidae (подсемейство Dicroglossinae), Microhylidae и Ranidae. Однако семейство Microhylidae представлено в этих областях разными подсемействами. В Палеарктике это – подсемейство Microhylinae (род *Kaloula* Gray, 1831), а в Афротропической области распространены эндемичные подсемейства Cophylinae Cope, 1889 (Мадагаскар), Dyscophinae Boulenger, 1882 (Мадагаскар), Hoplophryninae Noble, 1931 (Танзания), Phrynomerinae Noble, 1931 (Африка) и Scaphiophryninae Laurent, 1946 (Мадагаскар). Таким образом, с учётом распространения подсемейств сходство Палеарктики с Афротропической областью становится ещё меньше.

Неарктику с Неотропической областью объединяют 12 или 14 семейств, в зависимости от принятой границы между регионами – *см. варианты I или II* (Табл. 1). По варианту I как в Неарктике, так и в Неотропической области распространены два семейства хвостатых амфибий: Ambystomatidae Gray, 1850 и Plethodontidae (оба подсемейства). Неарктическое семейство Sirenidae также включают в состав неотропической фауны (Duellman and Sweet 1999: 3, table 1:1), поскольку ареал си́реновых заходит в Мексику на самый север Неотропиков в обоих вариантах южной границы Неарктики. Если юг Флориды относить к Неотропической области (вариант II), то к общим с Неарктикой семействам надо добавить Amphiumidae и Salamandridae (подсемейство Pleurodelinae).

Среди бесхвостых амфибий общими для Неарктики с Неотропической областью в обоих вариантах являются 9 семейств. Это – Bufonidae, Craugastoridae Hedges, Duellman et Heinicke, 2008 (подсемейство Craugastorinae Hedges, Duellman et Heinicke, 2008), Eleutherodactylidae Lutz, 1954 (подсемейство Eleutherodactylinae Lutz, 1954), Hylidae (подсемейство Hylinae), Leptodactylidae Werner, 1896 (подсемейство Leptodactylinae Werner, 1896), Microhylidae (подсемейства Gastrophryninae Fitzinger, 1843 и Microhylinae), Ranidae, Rhinophrynidae Günther, 1859 и Scaphiopodidae Cope, 1865.

Таким образом, на уровне числа семейств амфибий Палеарктика и Неарктика менее сходны *между собою* по сравнению с соседними областями.

Подсчитанный нами индекс Чекановского–Сёренсена (Табл. 2) на уровне семейств для пары Палеарктика – Неарктика оказался равен 44%. Его значение для пары Палеарктика – Ориентальная область заметно выше (61%). Однако для пары Неарктика – Неотропическая область значения примерно те же (46%), что и для пары Палеарктика – Неарктика, или выше (54%), в зависимости от того, как проводить границу между этими регионами (варианты I или II соответственно).

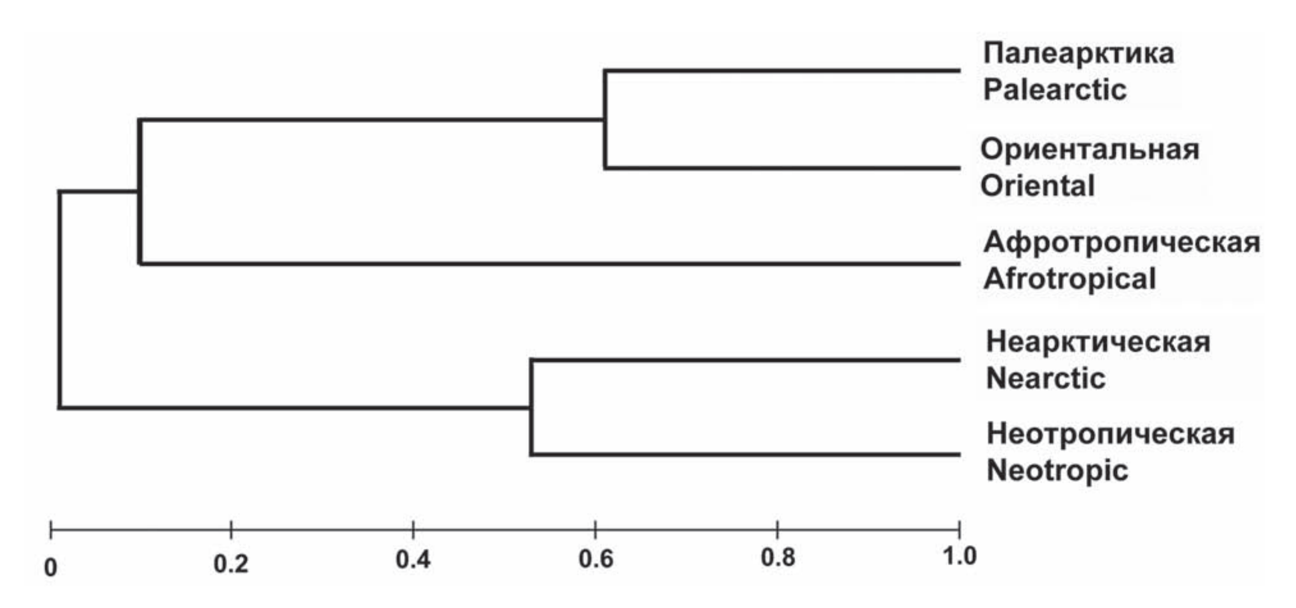


Рис. 3. Сходство фаун амфибий разных зоогеографических областей (семейства) по значениям коэффициента Чекановского–Сёренсена.

Fig. 3. Similarities between various zoogeographic regions based on amphibian families (the Czekanowski–Sørensen Coefficient).

Следовательно, значения индекса Чекановского–Сёренсена не подтверждают большего сходства между Палеарктикой и Неарктикой. Наоборот, Палеарктика теснее связана с Ориентальной областью, чем с Неарктикой. Сходство её с другим соседним зоогеографическим регионом – Афротропической областью наименьшее (21%) и сравнимо с Неотропической (20% в варианте границы I или 28% в варианте границы II).

Взаимоотношения между всеми указанными регионами представлено на дендрограмме (Рис. 3), которая чётко показывает, что на уровне семейств амфибий Палеарктика и Неарктика не относятся к одному кластеру. Более того, Палеарктика группируется с Ориентальной областью, а Неарктика – с Неотропической. Выяснилось также, что данная структура дендрограммы не зависит от варианта выбранной границы между Неарктикой и Неотропической областью. Поэтому мы не приводим дендрограмму, построенную с учётом варианта II, которая практически не отличается от таковой по варианту I (см. Рис. 3).

Таким образом, фауны амфибий Палеарктики и Неарктики количественно тяготеют не к друг к другу, а к батрахофаунам соседних более южных зоогеографических регионов (не считая Афротропической области). Любопытно, что связи с ними в случае как Палеарктики, так и Неарктики выражены почти одинаково: 11 или 12 (14 в варианте II) общих семейств.

Уровень рода. Распределение родов в Палеарктике, Неарктике и соседних с ними зоогеографических областях приведено в Приложении 1. Бросается в глаза, что уровень эндемизма и дифференциация батрахофаун Палеарктики и Неарктики на этом таксономическом уровне выражены гораздо сильнее, чем на уровне семейств.

Действительно, доля ***эндемичных родов*** равна 60% для Палеарктики, 58% (вариант I) или 42% (вариант II) для Неарктики, 76% для Ориентальной, 94% для Афротропической и 92% или 90% для Нетропической областей (Приложение 1). Таким образом, пропорция эндемиков на уровне рода как в Палеарктике, так и в Неарктике заметно отличается от такового на уровне семейств (см. Табл. 1).

Проявление уровня родового эндемизма у хвостатых и бесхвостых амфибий в разных зоогеографических областях неодинаково. Так, в Палеарктике доля эндемиков заметно выше у Caudata (84%) по сравнению с Anura (35%). Такая же картина наблюдается в Неарктике. В этом регионе в зависимости от принятого варианта южной границы эндемизм охватывает 84% (вариант I) или 67% (вариант II) родов хвостатых амфибий, тогда как среди бесхвостых амфибий лишь 21% или даже 11% соответственно (Приложение 1).

Однако в соседних более южных регионах выраженность эндемизма среди этих двух отрядов амфибий явно отличается от таковой в Северном полушарии. Так, в Неотропической области роды-эндемики явно преобладают среди бесхвостых амфибий (92% в варианте I или 91% в варианте II) по сравнению с хвостатыми (75% и 56% соответственно). В Ориентальной же области различия в уровне эндемизма между Caudata (83%) и Anura (76%) выражены слабее (Приложение 1).

Дифференциация батрахофаун Палеарктики и Неарктики, выраженная в числе ***общих*** для них ***родов***, выглядит следующим образом. Среди бесхвостых амфибий в рамках сегодняшней систематики таковыми являются только два рода, представляющих два разных семейства: квакши (*Hyla* Laurenti, 1768) и настоящие лягушки (*Rana* Linnaeus, 1758). Оба этих рода многочисленны и широко распространены, в том числе в Неотропической и Ориентальной областях.

Судя по литературе, третьим общим родом для Палеарктики и Неарктики можно было бы считать безлёгочных саламандр рода *Hydromantes* Gistel, 1848. Однако существуют различные мнения относительно таксономии этих животных (не говоря уже об оживлённой дискуссии по их номенклатуре). Мы, как и ряд других герпетологов, принимаем концепцию двух, хотя и близких (сестринских), но разных родов (см. с. 458). Соответственно *Hydromantes* sensu stricto включает 3 американских вида, тогда как *Speleomantes* Dubois, 1984 объединяет 8 видов европейского Средиземноморья (Приложение 1).

Полным контрастом к выше рассмотренному оказывается сходство северных регионов с соседними более южными зоогеографическими областями. Так, для Палеарктики и Ориентальной области общими являются 18 родов из 11 семейств (Приложение 1)! Среди хвостатых амфибий в обеих этих областях распространены 4 рода из 3 семейств. Это – исполинские саламандры, *Andrias* Tschudi, 1837 из семейства Cryptobranchidae, высокогорные углозубы, *Batrachuperus* Boulenger, 1878 и углозубы, *Hynobius* Tschudi, 1838 из семейства Hynobiidae (подсемейство Hynobiinae), а также восточноазиатские тритоны, *Cynops* Tschudi, 1838 из семейства Salamandridae (подсемейство Pleurodelinae).

Среди бесхвостых амфибий как в Палеарктике, так и в Ориентальной области обитают 14 родов из 8 семейств. Среди них – жерлянки, *Bombina* Oken, 1816 из семейства Bombinatoridae; серые жабы, *Bufo* Garsault, 1764 и зелёные жабы, *Bufotes* Rafinesque, 1814 из семейства Bufonidae; *Euphlyctis* Fitzinger, 1843, *Fejervarya* Bolkay, 1915 и горные лягушки, *Nanorana* Günther, 1896 из семейства Dicroglossidae (подсемейство Dicroglossinae); квакши, *Hyla* из семейства Hylidae (подсемейство Hylinae); латники, *Scutiger* Theobald, 1868 из семейства Megophryidae; бычьи лягушки, *Kaloula* Gray, 1831 из семейства Microhylidae (подсемейство Microhylinae); бугорчатые лягушки, *Glandirana* Fei, Ye et Huang, 1990, зелёные лягушки, *Pelophylax* Fitzinger, 1843 и настоящие лягушки, *Rana* Linnaeus, 1758 из семейства Ranidae, а также два рода *Buergeria* Tschudi, 1838 и *Rhacophorus* Kuhl et Van Hasselt, 1822 из семейства Rhacophoridae (подсемейства Buergeriinae Channing, 1989 и Rhacophorinae соответственно).

Число родов, общих для Палеарктики и Афротропической области, равно всего лишь 2, т.е. столько же, сколько для Палеарктики и Неарктики, и значительно меньше, чем для Палеарктики и Ориентальной области. Это – африканские жабы, *Amietophrynus* Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Cambell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green et Wheeler, 2006 из семейства Bufonidae, а также зелёные лягушки, *Pelophylax* Fitzinger, 1843 из семейства Ranidae (Приложение 1).

В противоположность этому, Неарктика и Неотропическая область обладают большим числом общих родов: по I варианту границы между ними – 16 родов из 12 семейств, а по II варианту – 22 рода из 14 семейств (Табл. 3). Среди хвостатых амфибий это – 2 семейства: амбистомы, *Ambystoma* (Ambystomatidae) и си́рены, *Siren* Linnaeus, 1766 (Sirenidae).

По варианту II к этому надо добавить амфиум, *Amphiuma* из семейства Amphiumidae, ручьевых саламандр, *Eurycea* Rafinesque, 1822 из семейства Plethodontidae (подсемейство Hemidactyliinae), восточноамериканских тритонов, *Notophthalmus* Rafinesque, 1820 из семейства Salamandridae (подсемейство Pleurodelinae) и полосатых си́ренов, *Pseudobranchus* Gray, 1825 из семейства Sirenidae (Приложение 1).

Ещё больше общих родов между Неарктикой и Неотропической областью в отряде бесхвос-

Таблица 3. Сходство зоогеографических регионов на уровне родов амфибий. *Пал* – Палеарктика, *Неа* – Неарктика, *Ори* – Ориентальная (= Индо-Малайская), *Афр* – Афротропическая (= Эфиопская) и *Нео* – Нетропическая области. В *верхней* половине таблицы указано общее число родов для данной пары регионов, *в нижней* – значения коэффициента Чекановского–Сёренсена. *Подсчёты для I и II вариантов южной границы Неарктики (с или без южной Флориды и южной оконечности полуострова Калифорния; см. с. 443).

Table 3. Similarity between zoogeographic regions based on amphibian genera. Abbreviations are: *Pal* – Palearctic, *Nea* – Nearctic, *Ori* – Oriental, *Afr* – Afrotropical (= Ethiopian), and *Neo* – Neotropical realms. *Above:* numbers of genera in common to two regions, *below:* values of the Czekanowski–Sørensen Coefficient. *Calculations based on the I or II variants of the southern border of the Nearctic Realm (with or without the southern parts of Florida and California peninsulae; see p. 443).

Регион Region	Палеарктика Palearctic	Неарктика Nearctic	Ориентальная Oriental	Афротропическая Afrotropical	Неотропическая Neotropical
Пал Pal	X	2	18	2	2
Неа Nea	0.04	X	2	0	17/23*
Ори Ori	0.22	0.03	X	6	1
Афр Afr	0.02	0.00	0.05	X	0
Нео Neo	0.02	0.14/0.18*	0.01	0.00	X

тых амфибий: 14 родов (15 по варианту II) из 9 семейств. Среди них – жабы *Incilius* Cope, 1863 и *Rhinella* Fitzinger, 1826 из семейства Bufonidae; *Craugastor* Cope, 1862 из семейства Craugastoridae; листовые лягушки, *Eleutherodactylus* Duméril et Bibron, 1841 из семейства Eleutherodactylidae (подсемейство Eleutherodactylinae); квакши, *Hyla*, вест-индские квакши, *Osteopilus* Fitzinger, 1843 и смилиски, *Smilisca* Cope, 1865 из семейства Hylidae (подсемейство Hylinae); свистуны, *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 из семейства Leptodactylidae (подсемейство Leptodactylinae); бороздчатые узкороты, *Gastrophryne* Fitzinger, 1843 и овечьи узкороты, *Hypopachus* Keferstein, 1867 из семейства Microhylidae (подсемейство Gastrophryninae); американские водные лягушки, *Lithobates* Fitzinger, 1843 из семейства Ranidae; носатые жабы, *Rhinophrynus* Duméril et Bibron, 1841 из семейства Rhinophrynidae Günther, 1859, а также лопатоноги *Scaphiopus* Holbrook, 1836 и *Spea* Cope, 1866 из семейства Scaphiopodidae Cope, 1865 (Приложение 1).

Принимая вариант II границы между Неарктикой и Неотропической областью, к перечисленным родам надо добавить ещё два: жаб *Anaxyrus* Tschudi, 1845 из семейства Bufonidae и сверчковых квакш, *Acris* Duméril et Bibron, 1841 из семейства Hylidae (подсемейство Hylinae).

Таким образом, число общих родов амфибий между Палеарктикой и Неарктикой (2–3) совершенно незначительно по сравнению с общностью на родовом уровне между Палеарктикой и Ориентальной областью (18) или между Неарктикой и Неотропической областью (16 или 22 рода). Для сравнения можно указать (Табл. 3), что сходство между несмежными зоогеографическими областями (Палеарктикой и Неотропической областью или Неарктикой и Ориентальной областью) также незначительно (всего по два общих рода амфибий) или вообще отсутствует (Неарктика – Афротропическая область).

Как и для семейств, нами были подсчитаны значения индекса Чекановского–Сёренсена для оценки сходства между фаунами амфибий пяти зоогеографических областей мира на уровне родов (Табл. 3). Сопоставление полученных цифр показывает, что сходство между Палеарктикой и Неарктикой (4%) явно меньше сходства между Палеарктикой и Ориентальной областью (22%) или между Неарктикой и Неотропической областью (14% по варианту I или 18% по варианту II).

Уровень вида. Среди амфибий нет ни одного вида, общего для Палеарктики и Неарктики, хотя таковые имеются для Палеарктики и Ориентальной области, для Палеарктики и Афротропической области, а также для Неарктики и Неотропической области.

ОБСУЖДЕНИЕ

Объём и таксономическая структура фаун. Как известно, на состав фаунистических списков и результаты их количественного сопоставления

сильно влияет таксономическая проработанность группы. При наличии сборных, немонофилетических групп, состоящих из филогенетических линий разного происхождения, включение их в зоогеографический анализ может привести к неадекватности результатов и выводов. Поэтому опираться желательно на таксоны с подтверждённой монофилией и выясненным географическим распространением.

В своих подсчётах по фаунам Неарктики, Палеарктики и других зоогеографических регионов, особенно детальных для млекопитающих, А. Хейлприн (Heilprin 1883a), не будучи специалистом по позвоночным животным, по его же словам, использовал данные, приведённые в известной сводке А. Уоллеса (Wallace 1876a, b).

А. Хейлприн (Heilprin 1883a: 328) перечислил 8 семейств хвостатых амфибий, обитающих в Неарктике. Три из них эндемичны для Неарктики. Это – Sirenidae: *Siren*: (1 вид) и *Pseudobranchus* (1); Amphiumidae: *Amphiuma* (1) и *Muraenops* (1, ныне также род *Amphiuma*), а также Desmognathidae: *Desmognathus* (3). Четыре семейства распространены также и в Палеарктике. Среди них – Proteidae: *Menobranchus* Harlan, 1825 (2 вида, ныне *Necturus* Rafinesque, 1815) и палеарктический *Proteus*; Menopomidae (= Cryptobranchidae): *Menopoma* Harlan, 1825 (2 вида, ныне *Cryptobranchus* Leuckart, 1821) и палеарктический род *Sieboldia* (= *Andrias*); «Amblystomidae»: «*Amblystoma*» (около 18 видов, = *Ambystoma*), *Dicamptodon* (1), а также палеарктические «*Onichodactylus*» (= *Onychodactylus*) и *Ranodon*, и, наконец, Pleurodelidae с родом *Diemictylus* Rafinesque, 1820 (2 вида, ныне *Notophthalmus* Rafinesque, 1820) в Неарктике.

Ещё одно семейство А. Хейлприн указал как общее для трёх зоогеографических областей: это – Plethodontidae с 7–8 родами (22 вида) в Неарктике. Род *Spelerpes* Rafinesque, 1822 (8 видов), как он полагал, проникает на север Южной Америки и представлен одним видом в южной Европе. Скорее всего, под этим названием скрывались представители, как минимум, трёх разных родов: *Eurycea* Rafinesque, 1832 и *Bolitoglossa* Duméril, Bibron et Duméril, 1854 в Северной и Южной Америке, а также *Speleomantes* в Европе (см. с. 458).

А. Хейлприн (Heilprin 1883a: 328) отметил, что эндемичные неарктические семейства хвостатых амфибий бедны видами (всего 7). По его мнению, если Неарктику отделять от Палеарктики, то по такой логике Восточная Азия, содержащая два характерных семейства («Menopomidae» и «Amblystomidae»), должна быть также обособлена от остальной части Палеарктики, где их нет. Сейчас эти семейства применительно к Азии должны называться Cryptobranchidae и Hynobiidae, а один из видов второго из них (сибирский углозуб, *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870), как известно, распространён и на востоке Европы (в Поволжье и Архангельской области).

Бесхвостые амфибии представлены в Неарктике шестью семействами с плохо выраженной зоогеографической спецификой (Heilprin 1883a: 329). Среди них жабы, Bufonidae (*Bufo*) с почти космополитным распространением. Ныне это – роды *Anaxyrus*, *Incilius* и *Rhinella*. Узкорототы, Engystomidae Bonaparte, 1850 (= Microhylidae) с *Engystoma* Fitzinger, 1826 (1 вид, = *Gastrophryne*) и квакши, Hylidae (*Acris* – 1, *Chorophilus* Baird, 1854 = *Pseudacris* Fitzinger, 1843 – 4 вида и *Hyla* – около 12 видов) характерны также для Старого Света, как и лопатоноги (*Spea* и *Scaphiopus*, Scaphiopidae, Scaphiopodidae) и настоящие лягушки, Ranidae (*Rana*, 8 видов в Неарктике). Наконец, семейство Cystignathidae (= Leptodactylidae, 2 вида в Сонорской подобласти Неарктики) известно также в Неотропической и Австралийской областях.

На наш взгляд, из приведённых А. Хейлприном данных по амфибиям трудно сделать однозначный вывод о необходимости соединения Палеарктики и Неарктики в единый регион. В отличие от фауны млекопитающих, для амфибий он не стал прибегать к цифровой (проценты) обработке данных.

Если же мы обратимся непосредственно к классической сводке А. Уоллеса (Wallace 1876a: 237), то увидим, что, например, для Палеарктики приведены лишь 10 семейств амфибий. Три из них, Proteidae, Menopomidae и Salamandridae, относятся к отряду хвостатых, а семь – к бесхвостым амфибиям. Среди последних он перечислил семейства в следующем порядке: Bufonidae, Bombinatoridae, Alytidae, Hylidae, Polypedatidae, Ranidae и Discoglossidae (Табл. 4).

Для оценки правильности выводов относительно сближения Неарктики и Палеарктики, сделанных А. Хейлприном, на основе сведений, представленных в сводке А. Уоллеса (Wallace 1876b: 411–423), мы обработали эти данные по

Таблица 4. Распределение отрядов и семейств амфибий по зоогеографическим регионам (Wallace 1876b: 411–423). *Пал* – Палеарктика, *Неа* – Неарктика, *Ори* – Ориентальная (= Индо-Малайская), *Афр* – Афротропическая (= Эфиопская) и *Нео* – Нетропическая области; + = есть, – = нет, *е* = эндемик.

Table 4. Distribution of amphibian families in zoogeographic regions based on data provided by A. Wallace (1876b: 411–423). Symbols in columns: *Pal* means Palearctic, *Nea* – Nearctic, *Ori* – Oriental, *Afr* – Afrotropical (= Ethiopian), and *Neo* – Neotropical realms; + = present, – = absent, and *e* means a family endemic to given realm.

Семейство Family (number of genera/species)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
Ordo URODELA (= CAUDATA)	+	+	+	–	+
Amphiumidae (1/2)	–	e	–	–	–
Menopomidae (2/4, = Cryptobranchidae)	+	+	–	–	–
Proteidae (2/4)	+	+	–	–	–
Salamandridae (20/85)	+	+	+	–	+
Sirenidae (1/3)	–	e	–	–	–
Итого Total:	3	5	1	0	1
Эндемики Endemics (%)	0	2 (40)	0	0	0
Ordo ANURA	+	+	+	+	+
Alytidae (5/37)	+	+	–	+	+
Bombinatoridae (8/9)	+	–	–	–	+
Bufonidae (6/64)	+	+	+	+	+
Dactylethridae (1/2)	–	–	–	e	–
Discoglossidae (14/18)	+	–	+	+	+
Engystomidae (15/31)	–	+	+	+	+
Hylaplesidae (1/5)	–	–	–	–	e
Hylidae (11/94)	+	+	+	–	+
Pelodryadae (3/7))	–	–	–	–	+
Phryniscidae (5/13)	–	–	+	+	+
Pipidae (1/1)	–	–	–	–	e
Plectromantidae (1/1)	–	–	–	–	e
Polypedatidae (24/124)	+	+	+	+	+
Ranidae (26/150)	+	+	+	+	+
Rhinophrynidae (1/1)	–	–	–	–	e
Итого Total:	7	6	7	8	14
Эндемики Endemics (%)	0	0	0	1 (12)	4 (29)
Ordo PSEUDOPHIDIA (= GYMNOPHIONA)	–	–	+	+	+
Caeciliadae (4/10)	–	–	+	+	+
Итого Total:	0	0	1	1	1
Эндемики Endemics (%)	0	0	0	0	0
ИТОГО TOTAL	10	11	9	9	16
ЭНДЕМИКИ ИТОГО ENDEMICS TOTAL (%)	0	2 (18)	0	1 (11)	4 (25)

распределению семейств (Табл. 4) с помощью индекса Чекановского–Сёренсена. Получились следующие результаты (Табл. 5).

Наибольшее сходство на уровне семейств показали Ориентальная и Афротропическая области (78%), лишь затем Палеарктика с Неарктикой (76%) и Неотропическая область с Ориентальной (73%). Сходство Палеарктики с Ориентальной областью оказалось равным 63%, а с другой соседней Афротропической («Эфиопской» у А. Уоллеса) областью – 53%. В свою очередь, сходство Неарктики с Неотропической областью (52%) оказалось также меньше, чем между Палеарктикой и Неарктикой (Табл. 5).

Дендрограмма (Рис. 4), построенная по данным Табл. 5, наглядно показывает большее

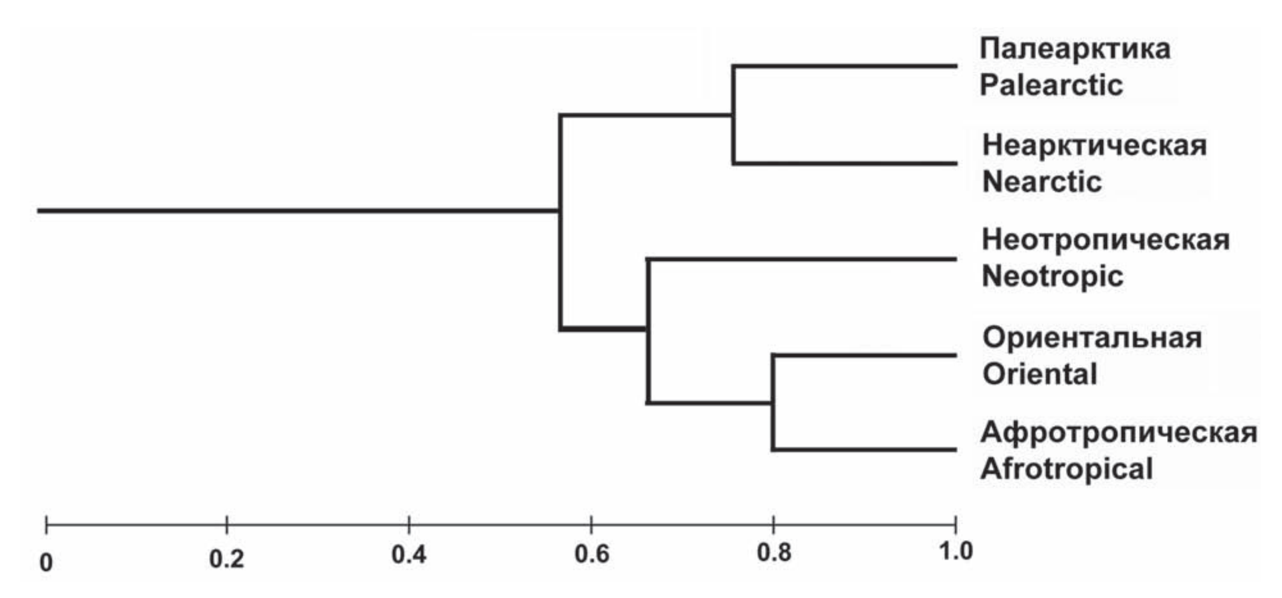


Рис. 4. Сходство фаун амфибий разных зоогеографических областей (семейства) по значениям коэффициента Чекановского–Сёренсена, подсчитанным по данным Табл. 5 (Wallace 1876b).

Fig. 4. Similarities between various zoogeographic regions based on amphibian families (the Czekanowski–Sørensen Coefficient) and calculated from the Table 5 (Wallace 1876b).

Таблица 5. Сходство зоогеографических регионов на уровне семейств амфибий, подсчитанное по данным А. Уоллеса (Wallace 1876b: 411–423). *Пал* – Палеарктика, *Неа* – Неарктика, *Ори* – Ориентальная (= Индо-Малайская), *Афр* – Афротропическая (= Эфиопская) и *Нео* – Неотропическая области. В *верхней* половине таблицы указано общее число семейств для данной пары регионов, *в нижней* – значения коэффициента Чекановского–Сёренсена.

Table 5. Similarity between zoogeographic regions based on amphibian families (calculated from Wallace 1876b: 411–423). Abbreviations are: *Pal* means Palearctic, *Nea* – Nearctic, *Ori* – Oriental, *Afr* – Afrotropical (= Ethiopian), and *Neo* – Neotropical realms. *Above:* numbers of families in common to two regions, *below:* values of the Czekanowski–Sørensen Coefficient.

Регион Region	Палеарктика Palearctic	Неарктика Nearctic	Ориентальная Oriental	Афротропическая Afrotropical	Неотропическая Neotropical
Пал Pal	–	8	6	5	8
Неа Nea	0.76	–	6	5	7
Ори Ori	0.63	0.60	–	7	9
Афр Afr	0.53	0.50	0.78	–	8
Нео Neo	0.62	0.52	0.72	0.64	–

сходство между Палеарктикой и Неарктикой по сравнению с другими соседними зоогеографическим областями на уровне семейств амфибий в тогдашнем их понимании (Wallace 1876b). Таким образом, исходя из подсчитанных нами данных, можно заключить, что вывод А. Хейлприна о большей близости Неарктики с Палеарктикой, нежели этих регионов с соседними зоогеографическими областями, был правомочен в рамках таксономии второй половины XIX века.

Однако необходимо отметить, что взгляды того времени на состав семейств амфибий сильно отличались от принятых сегодня, и по большей части они выглядят сейчас весьма странно. За немногим исключением, те семейства даже не могут быть напрямую соотнесены с современными, будучи весьма искусственными и сборными по своему существу.

Например, в сводке А. Уоллеса (Wallace 1876b: 413) семейство Salamandridae включало пред-

ставителей ещё 4 семейств, в том числе углозубов (Hynobiidae), амбистом (Ambystomatidae), гигантских амбистом (Dicamptodontidae) и безлёгочных саламандр (Plethodontidae). В семейство Alytidae (Wallace 1876b: 417) попали, помимо жабповитух (*Alytes*), также лопатоноги (*Scaphiopus*) из Северной Америки (ныне Scaphiopodidae), "*Hyperolius*" из Африки (ныне Hyperoliidae Laurent, 1943), Новой Гвинеи и севера Австралии (= *Litoria bicolor* (Gray, 1842); ныне Hylidae), норницы ("*Helioporus*") из Австралии (= *Heleioporus* Gray, 1841; Lymnodynastidae Lynch, 1969), а также "*Nattereria*" из Бразилии (= *Physalaemus* Fitzinger, 1826; Leptodactylidae), т.е. представители ещё пяти разных семейств, признаваемых сегодня. Примеры можно было бы продолжить.

Южная граница Палеарктики в понимании А. Уоллеса (Wallace 1876a: 180, map) отличается от принятой нами (Боркин и Литвинчук [Borkin and Litvinchuk] 2013) тем, что она охватывала Египет и проходила южнее реки Янцзы в Китае. Для Палеарктики он (Wallace 1876a: 186) перечислил 8 эндемичных ("peculiar") родов хвостатых амфибий. Это – *Proteus*, *Salamandra*, *Seiranota* (= *Salamandrina*), *Chioglossa*, *Hynobius*, *Onychodactylus*, *Geotriton* (= *Speleomantes*) и *Sieboldia* (= *Andrias*). Среди бесхвостых амфибий в его перечне также оказалось 8 эндемичных родов. Среди них *Bombinator* (= *Bombina*), *Pelobates*, *Didocus* (= *Pelobates*), *Alytes*, *Pelodytes*, *Laprissa* (= *Discoglossus*?) и *Latonia* (= *Discoglossus*?).

Во втором томе своей сводки А. Уоллес (Wallace 1876b: 411–423) привёл сведения о составе и распространении семейств амфибий (с указанием родов) по зоогеографическим регионам. По его данным (Wallace 1876b: 422), в Палеарктике нет эндемичных семейств, но есть не менее 15 эндемичных родов земноводных. В Неарктике 2 (из 9) семейств и 15 родов эндемичны. В Неотропической области обитают 16 семейств, 4 из которых эндемичны, а также около 50 эндемичных или очень характерных родов.

Австрийский герпетолог Фридрих Кнауэр (Friedrich Karl Knauer, 1850–1926), приняв схему зоогеографических областей А. Уоллеса и подробно рассмотрев приведённые тем данные по амфибиям (Knauer 1883: 139–141), тем не менее пришёл к довольно скептическому выводу об их ценности, полагая, что на их основе нельзя делать надёжные выводы (*там же*: 141).

Очевидно, что с тех пор система амфибий претерпела огромный прогресс (сравни списки семейств в Табл. 1 и 4). Во времена А. Уоллеса (Wallace 1876b: 422), класс амфибий насчитывал около 700 видов, 152 рода и 22 семейства. В настоящее же время известны уже 7318 видов, т.е. почти в 10.5 раз больше; из них в отряде Anura – 6431 вид, в отряде Caudata – 687 видов, а в отряде Gymnophiona – 200 видов (Frost 2014). С учётом принимаемой нами самостоятельности семейств Dicamptodontidae (Caudata) и Discoglossidae sensu stricto (Anura) различают 75 семейств, из них 55 – у бесхвостых, 10 – у хвостатых и 10 – у безногих амфибий. С учётом подсемейств эти цифры составляют 107 (Amphibia), 84 (Anura), 15 (Caudata) и 10 (Gymnophiona).

Количество публикаций по систематике амфибий быстро возрастает. В последнее десятилетие в системе этого класса животных произошли изменения, вполне сравнимые с теми, что были за предыдущую сотню лет. Во-первых, этому способствовало интенсивное изучение земноводных в тропических и субтропических районах, приведшее к открытию множества новых таксонов, вплоть до новых семейств.

Так, например, в штате Керала на юге Индии был обнаружен ранее неизвестный вид и род *Nasikabatrachus sahyadrensis* Biju et Bossuyt, 2003, который выделили в новое семейство бесхвостых амфибий Nasikabatrachidae Biju et Bossuyt, 2003. На Гвианском щите на севере Южной Америки также был найден новый род *Ceuthomantis* Heinicke, Duellman, Trueb, Means, MacCulloch et Hedges, 2009, послуживший основанием для создания нового семейства лягушек Ceuthomantidae Heinicke, Duellman, Trueb, Means, MacCulloch et Hedges, 2009 (сейчас рассматривается как одно из подсемейств Craugastoridae).

Совсем недавно был описан новый род червяг – чикила, *Chikila* Kamei, San Mauro, Gower, Van Bocxlaer, Sherratt, Thomas, Babu, Bossuyt, Wilkinson et Biju, 2012, обитающий на северо-востоке Индии. На его базе возникло новое семейство Chikilidae Kamei, San Mauro, Gower, Van Bocxlaer, Sherratt, Thomas, Babu, Bossuyt, Wilkinson et Biju, 2012.

Уже в текущем году тропический западноафриканский вид лягушек *Petropedetes nanator* (Boulenger, 1905) был обособлен в новый монотипический род *Odontobatrachus* Barej, Schmitz, Günther, Loader, Mahlow et Rödel, 2014 и новое

монотипическое семейство Odontobatrachidae Barej, Schmitz, Günther, Loader, Mahlow et Rödel, 2014. Эти примеры показывают современные успехи в выявлении новых таксонов на разных континентах.

Во-вторых, серьёзные сдвиги в систематике амфибий на всех уровнях обусловлены широким применением молекулярных методов с охватом многих таксонов из разных частей мира. В настоящее время таксономические работы без применения различных молекулярных методов (например, чисто морфологические исследования) появляются всё реже.

В-третьих, выявлению новых таксонов, в том числе за счёт расщепления прежних групп, способствует использование кладистического («филогенетического») подхода с соблюдением принципа строгой монофилии. Мы полагаем, что в систематике, помимо принципа ветвления, полезно учитывать и эволюционный возраст группы (время дивергенции).

Применение соответствующих программ приводит к тому, что систематика амфибий, в которой раньше определённое значение имел собственный опыт и «чутьё» специалиста, всё более становится молекулярной и компьютерной и в этом смысле – «безличностной».

Всё это заметно изменило бытовавшие даже относительно недавно представления о числе и составе семейств и родов амфибий мира (сравни: Frost 1985 и 2014). Особенно это касается структуры отрядов бесхвостых и безногих амфибий (Frost et al. 2006; Plötner et al. 2007; Blackburn and Wake 2011; Pyron and Wiens 2011; Frost 2014). Появились даже сетования о некоем хаосе в современной таксономии амфибий (Duellman and Adler 2007: 2430), хотя можно говорить и о «таксономической революции»; впрочем, одно другому не мешает.

Тем не менее современная классификация значительно более точно отражает эволюционные (временны́е) и географические (пространственные) взаимоотношения живущих ныне амфибий, чем это было ранее в XIX и первой половине XX века. Поэтому не удивительно, что анализ современных данных приводит к иным выводам как на уровне монофилетических семейств, так и особенно на уровне монофилетических родов.

Согласно нашей концепции Палеарктики, фауна этой зоогеографической области насчитывает 214 видов, объединённых в 46 родов и 17 семейств (Боркин и Литвинчук [Borkin and Litvinchuk] 2013, Приложение 2). Имеется другое, более широкое понимание границ Палеарктики (Anthony et al. 2008: 106), согласно которой ее населяют 468 видов, 66 родов и 15 семейств. Увеличение объёма фауны у этих авторов произошло за счёт включения амфибий из тех районов Восточной Азии, которые мы относим к Ориентальной области.

Мы обработали эти данные по фауне амфибий Палеарктики и других зоогеографических регионов (Andreone et al. 2008; Bain et al. 2008; Bolaños et al., 2008; Church et al. 2008), опубликованные в той же книге "Threatened Amphibians of the World". Выяснилось, что сходство Палеарктики с Неарктикой на уровне семейств по индексу Чекановского–Сёренсена меньше, чем сходство этих же зоогеографических регионов с соседними Ориентальной и Неотропической областями соответственно (Табл. 6). Таким образом, несмотря на несколько иное понимание объёма батрахофаун регионов, данные указанных авторов подтверждают самостоятельность Палеарктики и Неарктики, что противоречит признанию Голарктики.

Построенная нами дендрограмма (Рис. 5), учитывающая распределение семейств амфибий по зоогеографическом регионам в книге "Threatened Amphibians of the World" (Табл. 6), в наглядной форме демонстрирует близость Палеарктики к Ориентальной области и Неарктики к Неотропической. Её главное отличие от наших данных (см. Рис. 3) заключается лишь в положении Афротропической области. Таким образом, количественный анализ независимого набора сведений, опубликованных другими авторами, подтверждает наш вывод о самостоятельности Палеарктики и Неарктики и противоречит мнению о необходимости их объединения в единую Голарктику.

Амфибии Палеарктики имеют ещё одну особенность. Ни один их вид не проникает на территорию Неарктики и наоборот. Ранее А. Хейлприн (Heilprin 1883a: 329) ошибочно признавал таким видом «*Rana temporaria* (*R. sylvatica*)». Однако сейчас эти лягушки относят к разным родам (см. с. 460). Он также считал палеарктическую зелёную лягушку «*Rana esculenta*» близкородственной к неарктической «*R. halecina* Linnaes, 1766». В настоящее время различают большое число видов, ранее считавшихся «*Rana esculenta*», а *R. halecina*

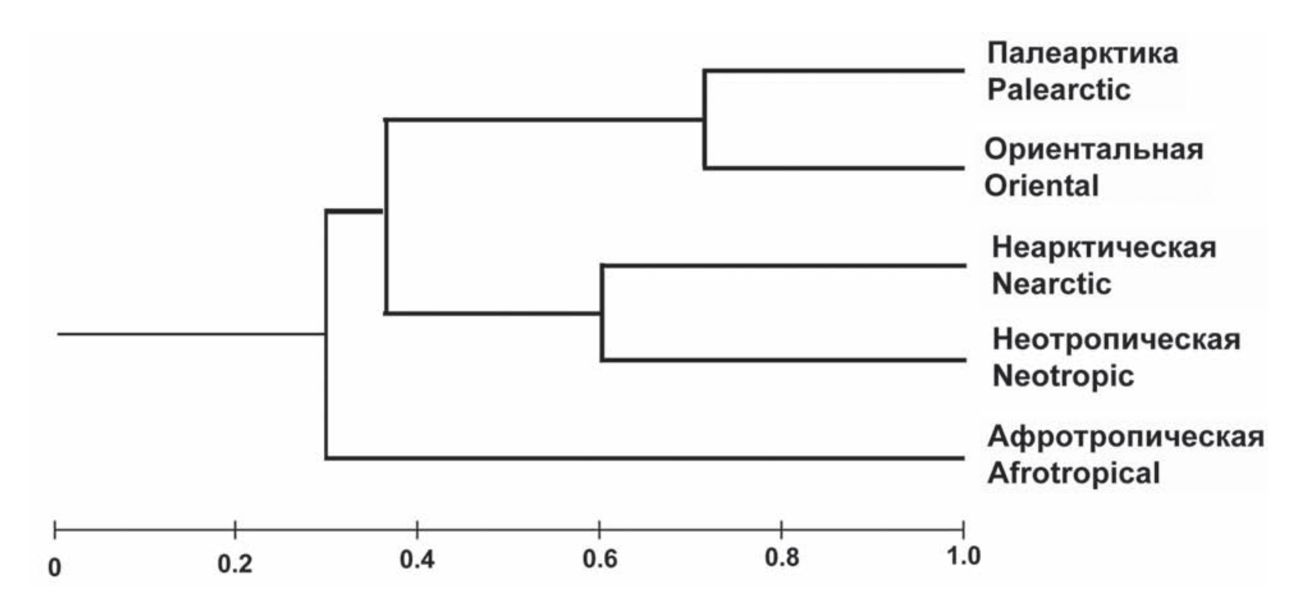


Рис. 5. Сходство фаун амфибий разных зоогеографических областей (семейства) по значениям коэффициента Чекановского–Сёренсена, подсчитанным по данным Табл. 6.

Fig. 5. Similarities between various zoogeographic regions based on amphibian families (the Czekanowski–Sørensen Coefficient) and calculated from the Table 6.

Таблица 6. Сходство зоогеографических регионов (индекс Чекановского–Сёренсена) на уровне семейств амфибий (по данным Andreone et al. 2008; Bain et al. 2008; Bolaños et al., 2008; Church et al. 2008; Stuart et al. 2008). *Пал* – Палеарктика, *Неа* – Неарктика, *Ори* – Ориентальная, *Афр* – Афротропическая и *Нео* – Неотропическая области.

Table 6. Similarity between zoogeographic regions based on amphibian families (calculated from Andreone et al. 2008; Bain et al. 2008; Bolaños et al., 2008; Church et al. 2008; Stuart et al. 2008). *Pal* – Palearctic, *Nea* – Nearctic, *Ori* – Oriental (= Indo-Malaysian), *Afr* – Afrotropical (= Ethiopian), and *Neo* – Neotropical realms. *Above:* numbers of families in common to two regions, *below:* values of the Czekanowski–Sørensen Coefficient.

Регион Region	Палеарктика Palearctic	Неарктика Nearctic	Ориентальное Oriental	Афротропическое Afrotropical	Неотропическое Neotropical
Пал Pal	–	8	10	5	5
Неа Nea	0.50	–	7	4	11
Ори Ori	0.69	0.45	–	5	5
Афр Afr	0.32	0.24	0.33	–	6
Нео Neo	0.29	0.59	0.29	0.33	–

принадлежит к группе *Lithobates pipiens* (ранее *Rana pipiens* group), которая не связана близким родством с зелёными лягушками Старого Света.

Такая же картина наблюдается и среди рептилий. Этим низшие наземные позвоночные отличаются от пресноводных рыб, птиц и млекопитающих. Среди последних трёх групп известны виды с так называемым *циркумполярным* ареалом (например, в фауне тундры). Голарктическое распространение имеет также и целый ряд видов птиц и млекопитающих, обитающих в зоне хвойных лесов (Бобринский и Гладков [Bobrinsky and Gladkov] 1961: 72 и другие; Дарлингтон [Darlington] 1966: 49; Второв и Дроздов [Vtorov and Drozdov] 1974).

Уже во второй половине XIX века было обнаружено, что наиболее богата амфибиями Неотропическая область, тогда как Палеарктика и

Неарктика гораздо беднее по числу семейств и родов (Wallace 1876b: 422; Табл. 4). Это полностью подтверждается и сегодняшними, несравнимо более обильными и надёжными данными (Табл. 1, Приложение 1), в том числе и по числу видов (Duellman 1999, Fig. 1:1).

Зоогеографические и эволюционные взаимосвязи амфибий Палеарктики и Неарктики

Взаимоотношения между Палеарктикой и Неарктикой имеют сложную и длительную историю, рассмотрение которой заслуживает отдельной большой работы. В очень конспективной форме можно отметить следующее.

Развитие и становление современной фауны амфибий Северного полушария тесно связано с движением материковых плит. Современные амфибии, по различным оценкам, возникли во второй половине палеозоя около 267–367 миллионов лет назад (Zhang et al. 2005: 395; Marjanović and Laurin 2007: 371; Roelants et al. 2007: 889, Zhang and Wake, 2009: 500; San Mauro et al. 2005: 592, San Mauro 2010: 558). Тогда на Земле существовал единый суперматерик Пангея. Полагают, что три современных отряда амфибий образовались до того, как в юрском периоде (т.е. около 180–200 миллионов лет назад) Пангея раскололась на два материка: Лавразию на севере и Гондвану на юге (San Mauro 2010: 558). Первый стал ареной жизни для хвостатых и бесхвостых амфибий, а второй – для бесхвостых и безногих (Zhang et al. 2005: 399).

В поздней юре (около 149–160 миллионов лет назад) Лавразия, в свою очередь, разделилась на Северную Америку, Европу и Азию. К концу мезозоя (около 65 миллионов лет назад) Европу населяли Salamandridae, Proteidae, Alytidae, Discoglossidae sensu stricto, Pelodytidae и Pelobatidae. В Азии обитали Cryptobranchidae, Hynobiidae, Bombinatoridae и Megophryidae, а в Северной Америке – Ambystomatidae, Amphiumidae, Dicamptodontidae, Plethodontidae, Rhyacotritonidae, Sirenidae, Ascaphidae и Scaphiopodidae (Литвинчук [Litvinchuk] 2011; Martín and Sanchiz 2014).

Около 65–44 миллионов лет назад в Северную Америку из Южной, которая была частью Гондваны, проникли Bufonidae и Hylidae, которые затем расселились в Европе и Азии (Pauly et al. 2004: 2528, Pramuk et al. 2007: 80, Smith et al. 2007: 1194, Литвинчук [Litvinchuk] 2011: 157-158). Около 66–55 миллионов лет назад к Азии «причалила» Индийская плита (часть Гондваны) с многочисленными представителями семейства Ranidae, которые затем попали в Азию, Европу и Северную Америку (Bossuyt and Milinkovitch 2001: 94, Van Bocxlaer et al. 2006, Wiens et al. 2009: 1218; Литвинчук [Litvinchuk] 2011: 159). Таким образом, уже в палеоцене были сформированы основные группы амфибий, населяющие Палеарктическую и Неарктическую области.

Ранее мы уже отметили, что общими для современных фаун этих обоих регионов являются лишь два или три рода амфибий. Рассмотрим их взаимоотношения более детально.

1. Безлёгочные саламандры, Plethodontidae. Долгое время считали, что безлёгочные саламандры, обитающие на севере Калифорнии в США и в средиземноморской Европе (Италия, юго-восток Франции и остров Сардиния), принадлежат к одному и тому же роду *Hydromantes* sensu lato. Однако итальянские герпетологи (Lanza and Vanni 1981; Lanza et al. 1995) разделили его на два рода, один из которых включал только европейские виды, а другой – американские.

Эту позицию поддержал ряд герпетологов, преимущественно в Европе. После обсуждения вопросов номенклатуры за 8 европейскими видами закрепили название *Speleomantes* Dubois, 1984, тогда как 3 американских вида оставили в составе *Hydromantes* sensu stricto. Обе эти группы являются сестринскими, вместе образуя монофилетическую группу, и дивергировали, по молекулярным оценкам, в раннем эоцене примерно 50 (Wake et al. 2005: 546) или 41 миллион лет назад (Vieites et al. 2007: 19905–19906; Pyron and Wiens 2011: 551). В пределах европейского рода *Speleomantes* различают два подрода: номинативный *Speleomantes* Dubois, 1984 и монотипический *Atylodes* Gistel, 1848 (см., например: Dubois and Rafaëlli 2012: 145).

Соответственно распределение известных видов по родам и подродам выглядело следующим образом. В Северной Америке обитают *Hydromantes brunus* Gorman, 1954, *Hydromantes platycephalus* (Camp, 1916) и *Hydromantes shastae* Gorman et Camp, 1953. В Европе распространены *Speleomantes* (*Atylodes*) *genei* (Temminck et Schlegel, 1838), *Speleomantes* (*Speleomantes*) *ambrosii* (Lanza, 1955),

Speleomantes (*Speleomantes*) *flavus* (Stefani, 1969), *Speleomantes* (*Speleomantes*) *imperialis* (Stefani, 1969), *Speleomantes* (*Speleomantes*) *italicus* (Dunn, 1923), *Speleomantes* (*Speleomantes*) *sarrabusensis* Lanza, Leo, Forti, Cimmaruta, Caputo et Nascetti, 2001, *Speleomantes* (*Speleomantes*) *strinatii* (Aellen, 1958) и *Speleomantes* (*Speleomantes*) *supramontis* (Lanza, Nascetti et Bullini, 1986).

Тем не менее в США обычно как средиземноморские, так и калифорнийские виды объединяют в один род *Hydromantes* sensu lato (Frost 1985: 590; Pyron and Wiens 2011: 551; Wake 2013: 329).

Было предложено также рассматривать *Hydromantes* sensu stricto, *Speleomantes* и *Atylodes* в качестве трёх самостоятельных подродов рода *Hydromantes* sensu lato (Wake et al. 2005: 546; van der Meijden et al. 2009, fig. 2). На основании генетических дистанций их статус был повышен до трёх самостоятельных родов монофилетического надрода *Hydromantes* (Vieites et al. 2007, fig. 1). Однако затем сами же эти авторы отказались от своего мнения и вновь вернули указанные три рода в единый род *Hydromantes* sensu lato в качестве подродов (Vieites et al. 2011: 633; Wake 2013: 329).

Таким образом, консенсуса по таксономии средиземноморско-калифорнийской группы безлёгочных саламандр достичь пока не удалось. В любом случае ясно, что они представлены в рамках одной монофилетической ветви географически и эволюционно обособленными группами, таксономический ранг которых дискуссионен.

Любопытно, что палеарктический монотипический род *Karsenia* Min, Yang, Bonett, Vieites, Brandon et Wake, 2005, обнаруженный в южной Корее (Min et al. 2005), не только относится к тому же номинативному подсемейству Plethodontinae, что и надрод *Hydromantes*, но даже образует с ним одну кладу, составляя трибу Hydromantini Vieites, Román, M. Wake et D. Wake, 2011 (см. Vieites et al. 2007, fig. 1; Vieites et al. 2011: 631 и 633) или Karseniini Dubois et Rafaëlli, 2012 (см. Dubois and Rafaëlli, 2012: 117, 118 и 145). Последнее название следует рассматривать как младший синоним.

Однако, по другим молекулярным данным (Pyron and Wiens 2011: 551), *Karsenia koreana* Min, Yang, Bonett, Vieites, Brandon et Wake, 2005 попадает в группу североамериканских родов *Ensatina* Gray, 1850, *Aneides* Baird, 1849, *Phaeognatus* Highton, 1961 и *Desmognathus* Baird, 1850, которая является сестринской по отношению к *Hydromantes* sensu lato. Все вместе они формируют подсемейство Plethodontinae (см. Pyron and Wiens 2011: 581).

Предполагается, что общий для *Karsenia* и *Hydromantes* sensu lato предок отделился от других безлёгочных саламандр примерно 74–77 миллионов лет назад (Wake 2013: 332). Через Берингийский сухопутный мост в позднем мелу он проник из западной части Северной Америки в Азию, чему способствовал тёплый климат. В Азии эта предковая форма дала начало *Karsenia* и надроду *Hydromantes*, дивергенция которых оценивается в 65 или 67–69 миллионов лет, т.е. поздним мелом (Vieites et al. 2007: 19906; Wake 2013: 332).

Спустя некоторое время, развились особенности в морфологии и поведении, предковый *Hydromantes* распался на две линии. Одна из них, включающая нынешние подроды *Atylodes* + *Speleomantes* и сохранившая некоторые анцестральные черты, затем расселилась на запад, попав в Европу после закрытия Тургайского пролива. Другая же линия (*Hydromantes* sensu stricto) через северо-восток Азии вернулась на запад Северной Америки, не оставив следов в Азии (Vieites et al. 2007: 19906; Wake 2013: 332).

Расщепление на две европейские линии (нынешние подроды *Atylodes* и *Speleomantes*) произошло, вероятно, 16–17 миллионов лет назад, тогда как в Северной Америке диверсификация началась позже, примерно 8 миллионов лет назад (Wake 2013: 332).

Впрочем, нельзя также исключать возможности двойного попадания безлёгочных саламандр в Евразию. Надрод *Hydromantes* мог попасть из Северной Америки в Европу через североатлантический сухопутный мост, включая Гренландию и Исландию, а карсения – на восток Азии через Берингию (Lanza et al. 2006: 29–31).

В этом смысле любопытны палеонтологические данные. Ископаемые остатки европейских *Speleomantes* известны примерно из двух десятков мест, главным образом, Италии (Лигурия и остров Сардиния), а также Франции (Приморские Альпы). Они датируются плиоценом – голоценом. Однако наиболее древняя находка была сделана в Словакии в центре Европе, т.е. вне Средиземноморья, в отложениях начала среднего миоцена, возраст которых оценивается в 13.5–15.0 миллионов лет (Venczel and Sanchíz 2005: 409; Martín and Sanchiz 2014). Таким образом, ранее виды

Speleomantes были распространены значительно шире, чем сейчас, и современный ареал этого рода можно рассматривать как реликтовый.

2. Лягушки, *Rana*. В составе этого рода в настоящее время (Frost et al. 2006: 370; Frost 2014) насчитывают 48 видов, широко распространённых в Палеарктике, Ориентальной области (включая север Индокитая) и Неарктике (на западе Северной Америки). В умеренных широтах Евразии они известны под русским названием «бурые лягушки» (английский эквивалент – brown frogs, wood frogs, grass frogs), которые ранее обозначались как *Rana temporaria* group. На наш взгляд, к этой группе можно отнести порядка 35 видов.

Электрофоретические и иммунологические исследования показали, что европейская травяная лягушка, *Rana temporaria* Linnaeus, 1758, которая является типовым видом рода, близка к нескольким видам из группы *Rana boylii*, обитающим на западе Канады и США, хотя и не входит непосредственно в состав этой группы (Case 1978, fig. 6; Post and Uzzell 1981: 179; Uzzell and Post 1986: 420). Более поздние молекулярные данные подтвердили, что *Rana temporaria* в качестве сестринской линии образует одну филетическую кладу с монофилетической группой *Rana boylii*. Эту кладу было предложено именовать *Laurasiarana* Hillis et Wilcox, 2005: 311.

Американские виды, обозначаемые как *Rana boylii* group (Post and Uzzell 1981: 179; Hillis and Wilcox 2005: 304) или как самостоятельная секция *Amerana* Dubois, 1992 рода *Rana*, в свою очередь распадаются на две подгруппы (подроды по Dubois, 1992: 322). В одну из них входят собственно *Rana boylii* Baird, 1854, *Rana luteiventris* Thompson, 1913 и *Rana pretiosa* Baird et Girard, 1853, тогда как в другую –*Rana aurora* Baird et Girard, 1852, *Rana cascadae* Slater, 1939, *Rana draytonii* Baird et Girard, 1852 и *Rana muscosa* Camp, 1917 (см. Hillis and Wilcox 2005: 307; Frost et al. 2006: 370; Frost 2014).

Лесную лягушку, бывшую *Rana sylvatica* Le Conte, 1825, из-за её большого сходства с *Rana temporaria* долгое время считали типичным представителем бурых лягушек в Северной Америке (например, Dumas 1966: 71; Орлова и др. [Orlova et al.] 1978: 87; Green 1986, figs. 3–5; Dubois, 1992: 333). Однако различные биохимические исследования показали, что это внешнее сходство обманчиво, а на самом деле лесная лягушка ближе к видам, обитающим на востоке континента, образуя сестринский вид к группе *Rana catesbeiana* или подроду *Aquarana* Dubois, 1992 (Post and Uzzell 1981: 179; Hillis and Wilcox 2005: 304 и 306; Che et al. 2007a, fig. 3). Позже лесную лягушку вместе с этой группой и рядом других видов включили в американский род *Lithobates* Fitzinger, 1843 (см.: Frost et al. 2006: 249 и 369; Frost 2014), монофилетический характер которого был подтверждён (Wiens et al. 2009: 10).

Возраст расщепления на *Rana* и *Lithobates*, которые, возможно, лишь подроды одного рода, оценивается с помощью молекулярной калибровки в 21–22 миллиона лет, т.е. ранним миоценом (Wake 2013: 333–334). Эти данные подтверждаются и палеонтологическими находками. Так, наиболее древние представители рода *Rana* (бурые лягушки), по-видимому, существовали уже в раннем миоцене (MN 3) Германии (Rage and Roček 2003: 152 и 154), т.е. около 18.0–20.5 миллионов лет назад, а *Lithobates* известны из раннего или среднего миоцена Флориды, около 15.5–19.0 миллионов лет назад (Martín et al. 2012: 171–172).

Группа *Rana boylii* дивергировала от линии *Rana temporaria*, по иммунологическим данным, 23–32 миллионов лет назад (Case 1978: 309), что считают завышенной оценкой, хотя датировка, полученная по митохондриальной ДНК, в 12 миллионов лет явно занижена (Macey et al. 2001: 139). Возраст самой группы *Rana boylii* датируют в 8 миллионов лет (*там же*).

Предполагается, что общий предок лягушек запада Северной Америки и бурых лягушек Евразии был широко распространён в Голарктике (Case 1978: 309) или что предок американских видов из группы *Rana boylii* sensu Hillis and Wilcox 2005 попал в Северную Америку из Евразии (Case 1978: 309; Che et al. 2007a: 11). Согласно палеонтологическим данным, уже в позднем миоцене (4.8–9.0 миллионов лет назад) Калифорнии группа *Rana boylii* была представлена вымершим видом *Rana pliocenica* Zweifel, 1954. В Европе и на Кавказе наиболее ранние ископаемые остатки современных видов бурых лягушек (*Rana arvalis* Nilsson, 1842; *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885 и *Rana temporaria*), а также сближаемой с ними вымершей *Rana strausi* Špinar, 1980 достоверно известны с плиоцена, MN 15–16 (см. Sanchiz 1998: 90–94; Rage and Roček 2003: 156; Roček and Šandera 2008: 137).

3. Квакши, *Hyla*. В настоящее время этот род насчитывает 35 видов, обитающих в Евразии, на северо-западе Африки и в Северной Америке или, используя зоогеографическую терминологию, в Палеарктике, Ориентальной области и Неарктике (Приложение 1). В Старом Свете 18 видов образуют две главные географически изолированные группы: на западе Палеарктики и на востоке Азии.

На северо-западе Африки (Марокко, Алжир и Тунис) живёт только один вид – *Hyla meridionalis* Boettger, 1874. В центре и на юге Европы, а также в Передней Азии (включая Ближний Восток, Кавказ, Турцию и Иран) распространены 8 видов. Это – *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758), *Hyla intermedia* Boulenger, 1882, *Hyla meridionalis*, *Hyla molleri* Bedriaga, 1890, *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890, *Hyla sarda* (De Betta, 1853) и *Hyla savignyi* Audouin, 1827. На Ближнем Востоке и горном юго-западе Аравийского полуострова обитает *Hyla felixarabica* Gvoždík, Kotlík et Moravec, 2010.

На востоке Азии различают 10 видов, хотя таксономически они ещё нуждаются в тщательном изучении. Это – *Hyla annectans* (Jerdon, 1870), *Hyla chinensis* Günther, 1858, *Hyla hallowellii* Thompson, 1912, *Hyla immaculata* Boettger, 1882, *Hyla japonica* Günther, “1858” [1859], *Hyla sanchiangensis* Pope, 1929, *Hyla simplex* Boettger, 1901, *Hyla suweonensis* Kuramoto, 1980, *Hyla tsinlingensis* Liu et Hu, 1966 и *Hyla zhaopingensis* Tang et Zhang, 1984.

Долгое время все виды Старого Света объединялись в единую группу *Hyla arborea*, хотя родственные связи между ними, особенно в аспекте широкого географического обособления, не были достаточно проанализированы (Боркин [Borkin] 1984: 65). Обычно полагали, что эта группа когда-то имела американского предка, в олигоцене через Берингию проникшего в Евразию (Savage 1973: 414, 427, 436), хотя высказывалось предположение и об обратном направлении расселения (Дарлингтон [Darlington] 1966: 130).

Однако на основании строения хромосом Карен Андерсон выделила две группы видов, каждая из которых объединяла как североамериканских, так и евразиатских квакш. По её данным (Anderson 1991, table II), в одну группу попали *Hyla japonica* и корейская *Hyla suweonensis*, а в другую – европейские *Hyla arborea*, *Hyla meridionalis* и *Hyla savignyi*, а также китайская *Hyla chinensis* и *Hyla hallowellii* с островов Рюкю.

Молекулярные данные подтвердили наличие двух филетических линий среди евразиатских квакш с разными эволюционными корнями (Faivovich et al. 2005: 124 и 126; Smith et al. 2006: 2441; Hua et al. 2009, fig. 3; Wiens et al. 2010: 881). *Hyla japonica* и *Hyla suweonensis* были включены в состав североамериканской *Hyla eximia* group, тогда как все остальные виды Евразии оставлены в *Hyla arborea* group (Faivovich et al. 2005: 124, 126, appendix 1). Однако можно выделить и третью группу *Hyla chinensis*, в которую входят, помимо этого вида, также и *Hyla annectans*, *Hyla hallowellii*, *Hyla sanchiangensis*, *Hyla simplex*, *Hyla tsinlingensis* и *Hyla zhaopingensis* (см. Hua et al. 2009: 253; Wiens et al. 2010: 881; Боркин и Литвинчук 2013: 538).

Позже *Hyla japonica*, *Hyla suweonensis* и *Hyla immaculata* были выделены в отдельную группу *Hyla japonica* среди североамериканских видов (Hua et al. 2009, fig. 3). Более того, эти авторы обратили внимание на любопытную зоогеографическую особенность. По их мнению, на территории Китая группа *Hyla japonica* из трёх видов распространена в Палеарктике, тогда как более многочисленные азиатские виды группы *Hyla arborea* обитают в Ориентальной области, если принимать горный хребет Циньлин (Tsinling Mountains) за границу между этими двумя зоогеографическими областями (Hua et al. 2009: 257).

Такая же ситуация существует и в Японии: на севере живут квакши *Hyla japonica*, а на островах Рюкю – *Hyla hallowellii* из группы *Hyla arborea* (Hua et al. 2009: 257). Это совпадает с принятой нами южной границей Палеарктики в Восточной Азии (см. Borkin 1999: 347; Боркин и Литвинчук [Borkin and Litvinchuk] 2013: 517).

Поскольку было общепринято, что в Евразию квакши попали из Северной Америки, а обе выявленные группы существовали и в Америке, то это предполагает двойное заселение оттуда квакшами Евразии (Anderson 1991: 324), которое, возможно, осуществлялось через Берингию в олигоцене (Borkin 1999: 356). Принимая такое расселение через Пацифику, нельзя, однако, исключать и попадания квакш в Евразию через североатлантический мост (Faivovich et al. 2005: 124).

В другой молекулярной работе в совокупности с экологическим моделированием (Smith et al. 2006: 2443) были даны возможные оценки важнейших событий в эволюции и расселении голарктических квакш. Род *Hyla* появился в Северной

Америке, возможно, примерно 33 миллиона лет назад, после чего последовала первая колонизация Евразии. С учётом палеонтологических данных расщепление между квакшами Европы (запада Палеарктики) и Восточной Азии в группе *Hyla arborea* было датировано 23–28 миллионами лет назад. Диверсификация внутри европейских древесных лягушек началась 21–25 миллионов лет назад, а среди восточноазиатских – 18–22.

Второе проникновение в Азию, как полагают, произошло не менее чем 18.1–18.9 миллионов лет назад, после отщепления линии *Hyla japonica* от североамериканских видов. Таким образом, заселение квакшами Азии осуществлялось дважды, а Европы – лишь один раз (Smith et al. 2006: 2446). Это, между прочим, предполагает, что обе колонизации проходили через Берингию. Заметим, что наиболее древние достоверные ископаемые остатки квакш рода *Hyla* в Северной Америке датируются олигоценом, а в Европе – миоценом (Sanchiz 1998: 85–86).

Мосты. Таким образом, приведённые три случая показывают, что за последние 100 миллионов лет фаунистический обмен между Палеарктикой и Неарктикой проходил в обоих направлениях – как на восток, так и на запад, причём неоднократно. Так, например, древние представители семейства Salamandridae проникли в Северную Америку из Евразии. Возраст расщепления евразийской и североамериканской линий этого семейства оценивается в 56–70 миллионов лет (Литвинчук [Litvinchuk] 2011: 155; Wake 2013: 333). В противовес им безлёгочные саламандры продвигались сначала из Америки в Азию, а потом – наоборот (см. с. 459).

Квакши рода *Hyla* проникли из Северной Америки в Евразию. Лягушки семейства Ranidae sensu stricto, ископаемые остатки которых известны в Европе с позднего эоцена (Sanchiz 1998: 89), т.е. порядка 38–41 миллиона лет назад, неоднократно проникали через Азию в Северную Америку, а оттуда – обратно (Литвинчук [Litvinchuk] 2011: 159; Wake 2013: 334).

В прошедшие геологические эпохи фаунистический обмен между Северной Америкой и Евразией мог осуществляться тремя сухопутными путями (Sanmartín et al. 2001; Wake 2013; Brikiatis 2014). Однако возможности расселения были ограничены, поскольку эти *мосты* действовали лишь в определённые периоды времени. Следует также помнить, что длительное геологическое время как Северная Америка, так и Евразия каждая морями были разделены на два материка (западный и восточный).

Берингийский сухопутный мост (Bering route) между западом Северной Америки и востоком Азии возникал и исчезал несколько раз. Впервые он появился в среднем мелу и исчез в палеоцене (100–65 миллионов лет назад), вновь образовался в позднем олигоцене и просуществовал до начала миоцена (28–20 миллионов лет назад), а затем с конца раннего до начала среднего миоцена (20–14 миллионов лет назад). Все эти этапы были использованы млекопитающими и рассматриваются как вполне возможные для амфибий, исходя из молекулярных датировок и в целом пока скудных палеонтологических данных (Wake 2013: 332).

Тем не менее палеогеографические реконструкции ранних этапов существования Берингии некоторыми авторами оспариваются (см. Brikiatis 2014, fig. 7). На основании климатических и палеонтологических данных в палеоцене выделяют два тёплых «временны́х окна» для обмена биотой между материками: примерно 65.5 миллионов лет назад, что частично совпадает с мостом Де-Гера (*см. ниже*), и 58 миллионов лет назад (Brikiatis 2014: 1038).

Нынешний Берингийский пролив открылся в позднем плиоцене, около 3.5 миллионов лет назад, но сухопутная связь тихоокеанской Северной Америки с крайним северо-востоком Азии возникала и в плейстоцене во время оледенений (Sanmartín et al. 2001: 348), хотя вряд ли она могла использоваться амфибиями для расселения по тундровым ландшафтам.

Сухопутный путь через северную Атлантику имел два варианта, которые были разобщены не только по месту своего расположения, но и во времени, в отличие от того, что полагали ранее (Brikiatis 2014: 1047–1048). Реальность трансатлантических мостов доказывается различными данными по исторической геологии и палеонтологии (Sanmartín et al. 2001; Brikiatis 2014).

Первый по времени и более северный из них получил название *сухопутный мост Де-Гера* (De Geer Land Bridge или De Geer route) и до недавних пор был менее известен в биогеографической литературе. Он сформировался в результате тектонического поднятия шельфа Баренцева моря

(Brikiatis 2014: 1048) и связывал восток Северной Америки через Гренландию с Фенноскандией. Данные по геотектонике и палеогеографии указывают на то, что этот сухопутный путь действовал с конца мела (поздний маастрихт) до самого раннего палеоцена, т.е. примерно 71–63 миллиона лет назад (Brikiatis 2014: 1048).

Выделяют два «временны́х окна», подтверждённые палеонтологическими данными по растениям и позвоночным животным, когда климатические условия для обмена фауной и флорой были наиболее благоприятными: это – 69.0 и 65.5 миллионов лет назад (Brikiatis 2014: 1038). Для амфибий этот путь считают более проблематичным (Wake 2013: 332–333), хотя данный вопрос требует своего дальнейшего изучения.

Второй сухопутный путь – *мост Туле* (Thulean Land Bridge, по-видимому, от названия городка Туле в Гренландии) пролегал южнее и соединял восток Северной Америки Гренландско-Шотландским хребтом с Британией и Францией, проходя через современные Гренландию, Исландию и Фарерские острова в Шотландию. Полагают, что этот мост образовался после погружения моста Де-Гера и в наибольшей степени существовал в конце палеоцена – раннем эоцене (в виде двух фаз или «эпизодов»), примерно 57 и 56 миллионов лет назад, что подверждается ископаемыми остатками млекопитаюших и рептилий (Brikiatis 2014: 1038 и 1049).

В заключение отметим, что сценарии, предлагающие историческое расселение той или иной группы амфибий из Евразии в Северную Америку или наоборот, всё ещё остаются в большой степени лишь более или менее правдоподобными гипотезами, которые в будущем могут быть заметно модифицированы или даже пересмотрены. Поучительный пример этому предоставляют жабы семейства Bufonidae.

Долгое время преобладало мнение (например, Savage 1973: 424; Borkin 1999: 355), что жабы бывшего рода *Bufo* sensu lato, широко представленные в Северном полушарии в Старом и Новом Свете и в настоящее время растасованные по ряду близкородственных родов, попали в Евразию из Северной Америки через Берингию. Предполагалось даже, что это вселение проходило неоднократно, не менее чем тремя линиями, и через Евразию жабы достигли Африки (Blair 1972: 333 и 339, fig. 18–1).

Однако была высказана и противоположная точка зрения, по которой жабы возникли в Африке, оттуда попали в Евразию, где широко расселились и через Берингию колонизировали Северную Америку (Tihen 1962: 182; Maxson 1984: 353; см. Pauly et al. 2004, fig. 1).

Недавно была выдвинута ещё одна гипотеза (Pramur et al. 2008, fig. 3), согласно которой семейство Bufonidae, возникшее в позднем мелу в Южной Америке, широко распространилось благодаря своим уникальным способностям к колонизации, в том числе из Северной Америки через Берингию в Евразию. Здесь произошла диверсификация древних линий, и в эоцене жабы вернулись в Северную Америку, дав там начало новым родам (около 43.3 миллионов лет назад). Какой из трёх сухопутных мостов был использован, авторам осталось неясным (Pramur et al. 2008: 79).

На основании молекулярных данных трансберингийскую колонизацию Евразии поддержали и другие авторы (Van Bocxlaer et al. 2009: 6), датируя её поздним олигоценом. Однако эти авторы привели доказательства в пользу лишь одной (единственной) инвазии жаб в Евразию, отвергли возврат одной из их линий обратно в Северную Америку, а также предположили, что, попав в Евразию, жабы широко расселились в южных широтах, проникнув в Юго-Восточную Азию, на Индостан и в Африку.

Недавно, основываясь на находках жаб в палеоцене Франции (около 57 миллионов лет назад) и молекулярных данных, С.Н. Литвинчук ([Litvinchuk] 2011: 157–158) предположил, что представители семейства Bufonidae проникли по мосту Туле в конце палеоцена из Северной Америки в Европу, затем попали в Африку, а впоследствии расселились по Евразии.

Таким образом, мы видим, что весьма интересная проблема обмена фаунами между Северной Америкой и Евразией ещё далека от своего окончательного решения, по крайней мере, для амфибий, и требует дальнейших тщательных и многосторонних исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны Г.Ф. Барышникову (Санкт-Петербург) за положительную оценку нашей статьи и полезные замечания. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (№ 12-04-01277-а и 14-04-91151-ГФЕН-а) и гранта НШ-2990.2014.4.

ЛИТЕРАТУРА

Anderson K. 1991. Chromosome evolution in Holarctic *Hyla* treefrogs. In: D.M. Green and S.K. Sessions (Eds.). Amphibian Cytogenetics and Evolution. Academic Press, Inc., San Diego, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo and Toronto: 299–331.

Andreone F., Channing A., Drewes R., Gerlach J., Glaw F., Howell K., Largen M., Loader S., Lötters S., Minter L., Pickersgill M., Raxworthy C., Rödel M.-O., Schiøtz A., Vallan D. and Vences M. 2008. Chapter 5. Amphibians of the Afrotropical Realm. In: S.N. Stuart, M. Hoffmann, J.S. Chanson, N.A. Cox, R.J. Berridge, P. Ramani and B.E. Young (Eds.). Threatened Amphibians of the World. Lynx Edicions, Barcelona: 53–58.

Anthony B., Arntzen J.W., Baha El Din S., Böhme W., Cogălniceanu D., Crnobrnja-Isailovic J., Crochet P.-A., Corti C., Griffiths R., Kaneko Y., Kuzmin S., Lau M.W.N., Li P., Lymberakis P., Marquez R., Papenfuss T., Pleguezuelos M., Rastegar N., Schmidt B., Slimani T., Sparreboom M., Uğurtaş İ., Werner Y. and Xie F. 2008. Chapter 10. Amphibians of the Palearctic Realm. In: S.N. Stuart, M. Hoffmann, J.S. Chanson, N.A. Cox, R.J. Berridge, P. Ramani and B.E. Young (Eds.). Threatened Amphibians of the World. Lynx Edicions, Barcelona: 106–111.

Bain R., Biju S.D., Brown R., Das I., Diesmos A., Dutta S., Gower D., Inger R., Iskandar D., Kaneko Y., Lau M.W.N., Meegaskumbura M., Ohler A., Papenfuss T., Pethiyagoda R., Stuart B., Wilkinson M. and Xie F. 2008. Chapter 7. Amphibians of the Indomalayan Realm. In: S.N. Stuart, M. Hoffmann, J.S. Chanson, N.A. Cox, R.J. Berridge, P. Ramani and B.E. Young (Eds.). Threatened Amphibians of the World. Lynx Edicions, Barcelona: 74–79.

Bănărescu P. and Boşcaiu N. 1978. Biogeographie. Fauna und Flora der Erde und ihre geschichtliche Entwicklung. G. Fischer, Jena, 392 S.

Barej M.F., Schmitz A., Günther R., Loader S.P., Mahlow K. and Rödel M.-O. 2014. The first endemic West African vertebrate family – a new anuran family highlighting the uniqueness of the Upper Guinean biodiversity hotspot. *Frontiers in Zoology*, **11:**8: 1–10. http://www.frontiersinzoology.com/content/11/1/8

Belyshev B.F. 1960. The main subdivisions of the Palearctic on the basis of distribution of dragonflys (Odonata, Insecta). *News of Siberian branch of the Academy of Sciences of USSR*, **10**: 94–102. [In Russian].

Belyshev B.F. 1985. About the main biogeographical subdivisions of world land on the basis of distribution of plants, vertebrates and dragonflys (Odonata). *News of the Geographical Society of USSR*, **117**(1): 31–34. [In Russian].

Berg L.S. 1949. Fishes of Fresh Waters of USSR and Adjacent Countries. Part 3. Fourth Edition. Academy of Sciences of USSR, Moscow: 927–1382. [In Russian].

Biju S.D. and Bossuyt F. 2003. New frog family from India reveals an ancient biogeographic link with the Seychelles. *Nature*, **425**(6959): 711–714.

Blackburn D.C., Bickford D.P., Diesmos A.C., Iskandar D.T. and Brown R.M. 2010. An ancient origin for the enigmatic flat-headed frogs (Bombinatoridae: *Barbourula*) from the islands of Southeast Asia. *PloS ONE*, **5**(8): 1–10. e12090. doi:10.1371/journal.pone.0012090.

Blackburn D.C. and Wake D.B. 2011. Class Amphibia Gray, 1825. In: Zhang Z.-Q. (ed.). Animal Biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Magnolia Press, Auckland, New Zealand: 39–55 (Zootaxa, 3148).

Blair W.F. 1972. Summary. In: W.F. Blair (Ed.). Evolution in the Genus *Bufo*. University of Texas Press, Austin and London: 329–343.

Blotto B.L., Nuñes J.J., Basso N.G., Úbeda C.A., Wheeler W.C. and Faivovich J. 2013. Phylogenetic relationships of a Patagonian radiation, the *Alsodes* + *Eupsophus* clade (Anura: Alsodidae), with comments on the supposed paraphyly of *Eupsophus*. *Cladistics*, **29**(2): 113–131.

Blyth E. 1871. A suggested new division of the Earth into zoological regions. *Nature*, London and New York, **3**(74), March 30: 427–429.

Bobrinsky N.A. and Gladkov N.A. 1961. Geography of Animals (Course of Zoogeography). The Second Edition. Uchpedgiz, Moscow, 287 p. [In Russian].

Bobrov V.V. 1997. On boundary of the Palearctic and Indo-Malayan faunal realms in continental Asia (based on data of distribution of lizards (Reptilia, Sauria)). *Notes of the Russian Academy of Sciences, Biology*, **5**: 580–591. [In Russian].

Bobrov V.V. 1998. On boundary of the Mideterranian and Sahara-Gobi faunal subdivisions of Palearctic (on data of distribution of lizards (Reptilia, Sauria)). *Notes of the Russian Academy of* Sciences, Biology, **5**: 580–590. [In Russian].

Bolaños F., Castro F., Cortez C., De la Riva I., Grant T., Hedges B., Heyer H., Ibáñez R., La Marca E., Lavilla E., Silvano D.L., Lötters S., Parra Olea G., Reichle S., Reynolds R., Rodríguez L., Santos Barrera G., Scott N., Ubeda C., Veloso A., Wilkinson M. and Young B. 2008. Chapter 9. Amphibians of the Neotropical Realm. In: S.N. Stuart, M. Hoffmann, J.S. Chanson, N.A. Cox, R.J. Berridge, P. Ramani and B.E. Young (Eds.). Threatened Amphibians of the World. Lynx Edicions, Barcelona: 92–99.

Borkin L.J. 1984. European-Far Eastern disjunctions of ranges of amphibians: new analysis of the problem. In: L.J. Borkin (Ed.). Ecology and Faunistics of Amphibians and Reptiles of the USSR and adjacent Countries. Leningrad: 55–88 (*Proceedings of the Zoological Institute, USSR Academy of Sciences*, **124**). [In Russian].

Borkin L.J. 1998. Amphibians of the Palearctic: a zoogeographic analysis. In: A.Y. Ryss and N.G. Bogutskaya

(Eds.). Zoological Sessions (*Annual Reports of Zoological Institute, Russian Academy of Sciences*, St. Petersburg, **276**): 43–51.

Borkin L.J. 1998. Amphibians of the Palearctic: a zoogeographic analysis. In: N.G. Bogutskaya (Ed.). Annual Reports of 1997. Abstracts. April 7–9, 1998. Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg: 10–11. [In Russian].

Borkin L.J. 1999. Distribution of amphibians in North Africa, Europe, Western Asia, and the former Soviet Union. In: W.E. Duellman (Ed.). Patterns of Distribution of Amphibians: a Global Perspective. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London: 329–420.

Borkin L.J. and Litvinchuk S.N. 2012. Amphibians of the Palearctic: taxonomical and eidological analysis. In: R.V. Novitskiy (Ed.) Problems of Herpetology, Minsk: 42–45. [In Russian].

Borkin L.J. and Litvinchuk S.N. 2013. Amphibians of the Palearctic: taxonomic composition. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, St. Petersburg, **317**(4): 494–541. [In Russian].

Bossuyt F. and Milinkovitch M. C. 2001. Amphibians as indicators of Early Tertiary "out-of-India" dispersal of vertebrates. *Science*, Washington, **292**(5514): 93–95.

Bossuyt F. and Roelants R. 2009. Frogs and toads (Anura). In: S.B. Hedges and S. Kumar (Eds.). The Timetree of Life. Oxford University Press, New York: 357–364.

Bossuyt F., Brown F.M., Hillis D.M., Canatella D.C. and Milinkovitch M.C. 2006. Phylogeny and biogeography of a cosmopolitan frog radiation: Late Cretaceous diversification resulted in continent-scale endemism in the family Ranidae. *Systematic Biology*, **55**(4): 579–594.

Brikiatis L. 2014. The De Geer, Thulean and Beringia routes: key concepts for understanding early Cenozoic biogeography. *Journal of Biogeography*, **41**(6): 1036–1054.

Buckley L.B. and Jetz W. 2007. Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society*, London, B, biological sciences, **274**(1614): 1167–1173.

Case S.M. 1978. Biochemical systematics of members of the genus *Rana* native to western North America. *Systematic Zoology*, **27**(3): 299–311.

Che J., Pang J., Zhao H., Wu G.-f., Zhao E.-m. and Zhang Y.-p. 2007a. Phylogeny of Raninae (Anura: Ranidae) inferred from mitochondrial and nuclear sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **43**(1): 1–13.

Che J., Pang J., Zhao H., Wu G.-f., Zhao E.-m. and Zhang Y.-p. 2007. Molecular phylogeny of the Chinese ranids inferred from nuclear and mitochondrial sequences. *Biochemical Systematics and Ecology*, **35**(1): 29–39.

Che J., Chen H.-m., Yang J.-x., Jin J.-q., Jiang K., Yuan Z.-y., Murphy R.W. and Zhang Y.-p. 2011. Universal COI primers forDNA barcoding amphibians. *Molecular Ecology Resources*, **12**(2): 247–258.

Chen L., Murphy R.W., Lathrop A., Ngo A., Orlov N.L., Ho C.T. and Somorjai I.L.M. 2005. Taxonomic chaos in Asian ranid frogs: an initial phylogenetic resolution. *The Herpetological Journal*, London, **15**(4): 231–243.

Church D., Green D.M., Hammerson G., Mitchell J., Parra Olea G. and Santos Barrera G. 2008. Chapter 8. Amphibians of the Nearctic Realm. In: S.N. Stuart, M. Hoffmann, J.S. Chanson, N.A. Cox, R.J. Berridge, P. Ramani and B.E. Young (Eds.). Threatened Amphibians of the World. Lynx Edicions, Barcelona: 85–89.

Darwin C. 1859. On the Origin of Species by Means of natural Selection, or the Preservation of favoured Races in the Struggle for Life. London, John Murray. X+502+32 p.

Darwin C. 1939. On the Origin of Species by Means of natural Selection. Writings. Volume 3. USSR Academy of Sciences, Moscow-Leningrad, 831 p. [In Russian].

Darlington Ph. 1966. Zoogeography. Geographical Distribution of Animals. Progress, Moscow, 519 p. [In Russian].

Diels L. 1908. Pflanzengeographie. G.J. Göschen'sche Verlagshandlung, Leipzig, 163 S. (Sammlung Göschen).

Diels [L.] "A"[10] 1916. Botanical Geography. Petrograd, 138 p. (Proceedings of the Office on Applied Botanycs of the Scientific Committee of Ministry of agriculture, IX year, 1916, Supplement 16). [In Russian].

Dubois A. 1992. Notes sur la classification des Ranidae (Amphibiens Anoures). *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **61**(10): 305–352.

Dubois A. and Raffaëlli J. 2012. A new ergotaxonomy of the order Urodela Duméril, 1805 (Amphibia, Batrachia). *Alytes*, Paris, **28**(3–4): 77–161.

Dubois A., Crombie A. & Glaw F. 2005. Amphibia Mundi. 1.2. Recent amphibians: generic and infrageneric taxonomic additions (1981–2002). *Alytes*, Paris, **23**(1–2): 25–69.

Duellman W.E. 1979. The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation, and present communities. In: W.E. Duellman (Ed.). The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution, and Dispersal. Lawrence (Kansas, USA): 371–459 (Monograph of the Museum of Natural History, the University of Kansas, **7**).

Duellman W.E. 1990. Herpetofaunas in neotropical rainforests: comparative composition, history and resource utilization. In: A.H. Gentry (Ed.). Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, New Haven: 455–505.

Duellman W.E. 1999. Global distribution of amphibians: patterns, conservation, and future challenges. In: W.E.

[10]В русском издании на титульной странице имя Дильса ошибочно указано как «А.» вместо правильного «Л.».

Duellman (Ed.). Patterns of Distribution of Amphibians: a Global Perspective. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London: 1–30.
Duellman W.E. and Adler K. 2007. The evolution of amphibian systematics: an historical perspective. In: H. Heatwole and M. Tyler (Eds.). Amphibian Biology. Volume 7. Systematics. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW, Australia: 2407–2435.
Duellman W.E. and Sweet S.S. 1999. Distribution patterns of amphibians in the Nearctic Region of North America. In: W.E. Duellman (Ed.). Patterns of Distribution of Amphibians: a Global Perspective. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London: 31–109.
Dumas P.C. 1966. Studies of the *Rana* species complex in the Pacific Northwest. *Copeia*, 1: 60–74.
Emelyanov A.F. 1974. Proposals on classification and nomenclature of distributional ranges. *Entomological Review*, Leningrad, **53**(3): 497–522. [In Russian].
Faivovich J., Haddad C.F.B., Garcia P.C.A., Frost D.R., Campbell J.A. and Wheeler W.C. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 294: 1–240.
Fei L., Ye C.-y. and Jiang J.-p. 2012. Colored Atlas of Chinese Amphibians and Their Distributions. Sichuan Publishing House of Science & Technology, Sichuan, China, 20+620 p.
Fernández A. and Gómez S. 2008. Solving non-uniqueness in agglomerative hierarchical clustering using multidendrograms. *Journal of Classification*, **25**(1): 43–65.
Fouquet A., Loebmann D., Castroviejo-Fisher S., Padial J.M., Orrico V.G.D., Lyra M.L., Joventino Roberto I., Kok Ph.J.R., Haddad C.F.B. and Rodrigues M.T. 2012. From Amazonia to the Atlantic forest: molecular phylogeny of Phyzelaphryninae frogs reveals unexpected diversity and a striking biogeographic pattern emphasizing conservation challenges. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **65**(2): 547–561.
Frost D.R. (ed.). 1985. Amphibian Species of the World. A Taxonomic and Geographical Reference. Allen Press and The Association of Systematics Collections, Lawrence (Kansas), [4]+VI+732 p.
Frost D.R. 2014. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0. Electronic Database accessible at http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html. American Museum of Natural History, New York, USA. Accessed November 25, 2014.
Frost D.R., Grant T., Faivovich J., Bain R.H., Haas A., Haddad C.F.B., de Sá R.O., Channing A., Wilkinson M., Donnellan S.C., Raxworthy C.J., Cambell J.A., Blotto B.L., Moler P., Drewes R.C., Nussbaum R.A., Lynch J.D., Green D.M. and Wheeler W.C. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 297: 1–370.
Gadow H. 1901. Amphibia and Reptiles. Macmillan and Co., Limited, London, XIV+668 p.
Gill T. 1875. On the geographical distribution of fishes. *The Annals and Magazine of Natural History*, London, fourth series, **15**(88), April: 251–255.
Golenkin M. 1930. The Holarctic Realm. In: O.Yu. Shmidt (Ed.). Large Soviet Encyclopedia. Vol. 17. Soviet Encyclopedia and OGIZ, Moscow: 339–400. [In Russian].
Grant T., Frost D.R., Caldwell J.P., Gagliardo R., Haddad C.F.B., Kok Ph.J.R., Means D.B., Noonan B.P., Schargel W.E. and Wheeler W.C. 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 299: 1–262.
Green D.M. 1986. Systematics and evolution of western North American frogs allied to *Rana aurora* and *Rana boylii*: electrophoretic evidence. *Systematic Zoology*, Washington, **35**(3): 283–296.
Günther A. 1858. On the geographical distribution of reptiles. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **26**(370–371), July 27: 373–398.
Hasan M., Islam M.M., Khan M.R., Igawa T., Alam M.S., Djong H.T., Kurniawan N., Joshy H., Sen Y.H., Belabut D.M., Kurabayashi A., Kuramoto M. and Sumida M. 2014. Genetic divergences of South and Southeast Asian frogs: a case study of several taxa based on 16S ribosomal RNA gene data with notes on the generic name *Fejervarya*. *Turkish Journal of Zoology*, **38**(4): 389–411.
Hayek L.-A.C. 2003. Analysis of amphibian diversity data. In: Measure and Monitoring of biological Diversity: standard methods for amphibians. KMK, Moscow: 221–283. [In Russian].
Hedges S.B. 1986. An electrophoretic analysis of Holarctic hylid frog evolution. *Systematic Zoology*, Washington, **35**(1): 1–21.
Hedges S.B., Duellman W.E. and Heinicke M.P. 2008. New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa*, Auckland (New Zealand), 1737: 1–182.
Heilprin A. 1883a.[11] On the value of the “Nearctic” as one of the primary zoological regions. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **1882** (December 26, 1882): 316–334.
Heilprin A. 1883b. On the value of the “Neoarctic” as one of the primary zoological regions. *Nature*, London and New York, **27**(704), April 26: 606.

[11]На обороте титульной страницы тома указано, что страницы 315–330 были представлены в напечатанном виде (“printed copies”) на заседании академии 6 февраля 1883 г. (“February 6, 1883”), а страницы 331–346 «30 января» (“January 30, 1883”) соответственно!

Heilprin A. 1884.[12] On the value of the "Nearctic" as one of the primary zoological regions. Replies to criticism by Mr. Alfred Russell Wallace and Prof. Theodore Gill. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **1883** (November 20, 1883): 266–275.

Heilprin A. 1887. The Geographical and Geological Distribution of Animals. D. Appleton and Company, New York, XII+435 p. (The International Scientific Series, **57**).

Heilprin A. 1894. The Geographical and Geological Distribution of Animals. Second edition. Kegan Paul, Trench, Trübner & Co., Ltd., London. XII+435 p. (The International Scientific Series, **8**).

Heinicke M.P., Duellman W.E., Trueb L., Means D.B., MacCulloch R.D. and Hedges S.B. 2009. A new frog family (Anura: Terrarana) from South America and an expanded direct-developing clade revealed by molecular phylogeny. *Zootaxa*, Auckland (New Zealand), 2211: 1–35.

Heptner V.G. 1936. General Zoogeography. Biomedgiz, Moscow, 548 p. [In Russian].

Heptner V.G. 1939. The Palearctic Realm. In: O.Yu. Shmidt (Ed.). Large Soviet Encyclopedia. Vol. 43. Soviet Encyclopedia and OGIZ, Moscow: 779–782. [In Russian].

Hillis D.M. and Wilcox T.P. 2005. Phylogeny of the New World true frogs (*Rana*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **34**(2): 299–314.

Holt B.G., Lessard J.-P., Borregaard M.K., Fritz S.A., Araújo M.B., Dimitrov D., Fabre P.-H., Graham C.H., Graves G.R., Jønsson K.A., Nogués-Bravo D., Wang Z., Whittaker R.J., Fjeldså J. and Rahbek C. 2013. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*, **339**(6115): 74–78.

Hua X., Fu G., Li J., Nieto Montes de Oca A. & Wiens J.J. 2009. A revised phylogeny of Holarctic treefrogs (genus *Hyla*) bssed on nuclear and mitochondrial sequences. *Herpetologica*, **65**(3): 246–259.

Ivanter E.V. 2012. The Basics of Zoogeography. PetrGU, Petrozavodsk, 500 p. [In Russian].

Kamei R.G., San Mauro D., Gower D.J., Van Bocxlaer I., Sherratt I., Thomas A., Babu S., Bossuyt F., Wilkinson M. and Biju S.D. 2012. Discovery of a new family of amphibians from northeast India with ancient links to Africa. *Proceedings of the Royal Society of London*, B, **279**(1737): 2396–2401.

Kamelin P.V. 2007. The Holarctic floristic realm. In: Yu.S. Osipov (Ed.). Large Russian Encyclopedia. Vol. 7. Moscow: 303–305. [In Russian].

Knauer F.K. 1883. Naturgeshichte der Lurche. (Amphibiologie) Eine umfassendere Darlegung unserer Kenntnisse von dem anatomischen Bau, der Entwicklung und systematischen Eintheilung der Amphibien sowie eine eingehende Schilderung des Lebens dieser Thiere. Zweite Ausgabe. Verlag von A. Pichler's Witwe & Sohn, Wien und Leipzig, XX+340 S.

Kreft H. and Jetz W. 2010. A framework for delineating biogeographical regions based on species distribution. *Journal of Biogeography*, **37**(11): 2029–2053.

Kryzhanovsky O.L. 2002. Structure and Distribution of Entomofaunas of the World. KMK, Moscow, 237 p. [In Russian].

Kurabayashi A., Matsui M., Belabut D.M., Yong H.-S., Ahmad N., Sudin A., Kuramoto M., Hamidy A. and Sumida M. 2011. From Antarctica or Asia? New colonization scenario for Australian–New Guinean narrow mouth toads suggested from the findings on a mysterious genus *Gastrophrynoides*. *BMC Evolutionary Biology*, **11:**175 http://www.biomedcentral.com/1471-2148/11/175.

Kurabayashi A., Yoshikawa N., Sato N., Hayashi Y., Oumi S., Fujii T. & Sumida M. 2010. Complete mitochondrial DNA sequence of the endangered frog *Odorrana ishikawae* (family Ranidae) and unexpected diversity of mt gene arrangements in ranids. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **56**(2): 543–553.

Lanza B. and Vanni S. 1981. On the biogeography of plethodontid salamanders (Amphibia Caudata) with a description of a new genus. *Monitore Zoologico Italiano*, Firenze, N. S., **15**(2): 117–121.

Lanza B., Caputo V., Nascetti G. and Bullini L. 1995. Morphologic and genetic studies of the European plethodontid salamanders: taxonomic inferences (genus *Hydromantes*). *Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, *Monografie*, **16**: 1–366.

Lanza B., Pastorelli C., Laghi P. and Cimmaruta R. 2006 "2005". A review of systematics, taxonomy, genetics, biogeography and natural history of the genus *Speleomantes* Dubois, 1984 (Amphibia Caudata Plethodontidae). *Atti del Museo Civico di Storia Naturale di Trieste*, Trieste, Supplemento al vol. 52: 1–135.

[Lavrenko E.M., Govorukhin B.S. and Puzanov I.I. 1953]. The Holarctic Realm. In: B.A. Vvedensky (Ed.). Large Soviet Encyclopedia. Vol. **11**. The Second Edition. Soviet Encyclopedia, [Moscow]: 587–593. [In Russian].

Lemée G. 1976. Précis de Biogéographie. Progress, Moscow, 309 p. [In Russian].

Litvinchuk S.N. 2011. Molecular-genetic analysis of evolution of North-Palearctic amphibians. In: N.B. Ananjeva (Ed.), Problems of Herpetology, St. Petersburg: 154–161. [In Russian].

Litvinchuk S.N. and Borkin L.J. 2009. Evolution, Systematics and Distribution of Crested Newts (*Triturus cristatus* complex) in the Territory of Russia and Ad-

[12]На обороте титульной страницы тома указано, что страницы 265–280 были представлены в напечатанном виде ("printed copies") на заседании академии 15 января 1884 г.

jacent Countries. St. Petersburg: “Evropeyskiy Dom”, 592+24 p. [In Russian].

Lopatin I.K. 1989. Zoogeography. The Second Edition. Vysshaya Shkola, Minsk, 318 p. [In Russian].

Macey J.R., Strasburg J.L., Brisson J.A., Vredenburg V.T., Jennings M. and Larson A. 2001. Molecular phylogenetics of Western North American frogs of the *Rana boylii* species group. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **19**(1): 131–143.

Maddin H.C., Russell A.P. and Anderson J.S. 2012. Phylogenetic implications of the morphology of the braincase of caecilian amphibians (Gymnophiona). *Zoological Journal of the Linnaean Society*, London, **166**(1): 160–201.

Marjanović D. and Laurin M. 2007. Fossils, molecules, divergence times, and the origin of lissamphibians. *Systematic Biology*, **56**(3): 369–388.

Martín C., Alonso-Zarazaga M.A. and Sanchiz B. 2012. Nomenclatural notes on living and fossil amphibians. *Graellsia*, **68**(1): 159–180.

Martín C. and Sanchiz B. 2014. Lisanfos KMS, version 1.2. http://www.lisanfos.mncn.csic.es. Museo Nacional de Ciencias Naturales, MNCN-CSIC, Madrid.

Maxson L.R. 1984. Molecular probes of phylogeny and biogeography in toads of the widespread genus *Bufo*. *Molecular Biology and Evolution*, Oxford, **1**(4): 345–356.

Min M.S., Yang S.Y., Bonett R.M., Vieites D.R., Brandon R.A. and Wake D.B. 2005. Discovery of the first Asian plethodontid salamander. *Nature*, London, **435**(7038): 87–90.

Mordkovich V.G. 2005. The Principles of Biogeography. KMK, Moscow, 236 p. [In Russian].

Munguía M., Rahbek C., Rangel T., Diniz-Filho J.A.F. and Araújo M.B. 2012. Equilibrium of global amphibian species distributions with climate. *PloS ONE*, **7**(4): 1–9. e34420. doi:10.1371/journal.pone.0034420.

Murray A. 1866. The Geographical Distribution of Mammals. Day and Son, Limited, London, XVI+420 p.

Murray A. 1873. On the geographical relations of the chief coleopterous faunae. *The Journal of the Linnean Society, Zoology*, **11**: 1–89.

Nikolsky A.M. 1909. Geography of Animals. Russkaya tipo-litographiya, Kharkov, 262 p. [In Russian].

Nishikawa K. and Matsui M. 2014. Three new species of the salamander genus *Hynobius* (Amphibia, Urodela, Hynobiidae) from Kyushu, Japan. *Zootaxa*, **3852**(2): 203–226.

Olson D.M., Dinerstein E., Wikramanayake E.D., Burgess N.D., Powell G.V.N., Underwood E.C., D’Amico J.A., Itoua I., Strand H.E., Morrison J.C., Loucks C.J., Allnut T.F., Ricketts T.H., Kura Y., Lamoreux J.F., Wettengel W.W., Hedao P. and Kassem K.R. 2001. Terrestrial ecoregions of the World: a new map of life on Earth. *BioScience*, **55**(11): 933–938.

Orlova V.F., Bakharev V.A. and Borkin L.J. [1978] «1977». Karyotypes of some brown frogs of Eurasia and taxonomic analysis of karyotypes of the group. In: N.B. Ananjeva, L.J. Borkin and I.S. Darevsky (Eds.). Herpetological Collected Papers. Leningrad: 81–103 (*Proceedings of the Zoological Institute of USSR Academy of Sciences*, **74** for 1977). [In Russian].

Padial J.M., Grant M. and Frost D.R. 2014. Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criterion. *Zootaxa*, Auckland (New Zealand), 3825 (1): 1–132.

Pauly G.B., Hillis D.M. and Canatella D.C. 2004. The history of a Nearctic colonization: molecular phylogenetics and biogeography of the Nearctic toads (*Bufo*). *Evolution*, Lawrence (Kansas), **58**(11): 2517–2535.

Peng R., Zhang P., Xiong J.-L., Gu H.-J., Zeng X.-M. and Zou F.-D. 2010. Rediscovery of *Protohynobius puxiongensis* (Caudata: Hynobiidae) and its phylogenetic position based on complete mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **56**(1): 252–258.

Pesenko Yu.A. 1982. Principles and Methods of Quantitative Analysis in Faunal Studies. Nauka, Moscow, 287 p. [In Russian].

Plötner J., Köhler F., Uzzell T. and Beerli P. 2007. Molecular systematics of amphibians. In: H. Heatwole and M. Tyler (Eds.). Amphibian Biology. Volume 7. Systematics. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW, Australia: 2672–2756.

Post T.J. and Uzzell T. 1981. The relationships of *Rana sylvatica* and the monophyly of the *Rana boylii* group. *Systematic Zoology*, **30**(2): 170–180.

Pramuk J.B., Robertson T., Sites J.W. and Noonan B.P. 2008. Around the world in 10 million years: biogeography of the nearly cosmopolitan true toads (Anura: Bufonidae). *Global Ecology and Biogeography*, **17**(1): 72–83.

Procheş Ş. and Ramdhani S. 2012. The world’s zoogeographical regions confirmed by cross-taxon analyses. *BioScience*, **62**(3): 260–270.

Puzanov I.I. 1938. Zoogeography. Uchpedgiz, Moscow, 359 p. [In Russian].

Pyron R.A. and Wiens J.J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **61**(2): 543–583.

Rage J.-C. and Roček Z. 2003. Evolution of anuran assemblages in the Tertiary and Quaternary of Europe, in the context of palaeoclimate and palaeogeography. *Amphibia-Reptilia*, Leiden, **24**(2): 133–167.

Reinig W.F. 1932. Beiträge zur Faunistik des Pamir-Gebietes. Band I. Ökologie und Tiergeographie. Dietrich Reimer und Ernst Vohsen, Berlin. VIII+195 S. (Wissenschaftliche Ergebnisse der Alai-Pamir Expedition

1928 im Auftrage der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft herausgegeben von Dr. H. v. Ficker und Dr. h. c. W.R. Rickmers, Drei Theile in sechs Bänden, Theil III).

Reinig W.F. 1937. Die Holarktis. Ein Beitrag zur diluvialen und alluvialen Geschichte der zirkumpolaren Faunen- und Florengebiete. Gustav Fischer, Jena, VIII+124 S.

Roček Z. and Šandera M. 2008. Distribution of *Rana arvalis* in Europe: a historical perspective. In: D. Glandt and R. Jehle (Eds.). Der Moorfrosch / The Moor Frog (*Rana arvalis*). Tagungsband zur Veranstaltung «Praxisorientierte Artenschutzbiologie im Europa des 21. Jahrhunderts – am Beispiel des Moorfrosches (*Rana arvalis*)», Zentrum für Umweltkommunikation, Osnabrück, 11–13 September 2008. Laurenti-Verlag, Bielefeld: 95–112 (*Supplement der Zeitschrift für Feldherpetologie*, **13**).

Roelants K. and Bossuyt F. 2005. Archaeobatrachian paraphyly and Pangaean diversification of crown-group frogs. *Systematic Biology*, **54**(1): 111–126.

Roelants K., Gower D.J., Wilkinson M., Loader S., Biju S.D., Guillaume K., Moriau L. & Bossuyt F. 2007. Global patterns of diversification in the history of modern amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Washington, **104**(3): 887–892.

Roelants K., Jiang J. and Bossuyt F. 2004. Endemic ranid (Amphibia: Anura) genera in southern mountain ranges of the Indian subcontinent represent ancient frog lineages: evidence from molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **31**(2): 730–740.

Rustamov A.K. 1968. Zoogeographical pecularities of various groups of land fauna of deserts of Middle Asia. *Ornitologiya*, **9**: 131–136. [In Russian].

de Sa R.O., Streicher J.W., Sekonyela R., Forlani M.C., Loader S.P., Greenbaum E., Richards S. and Haddard C.F.B. 2012. Molecular phylogeny of microhylid frogs (Anura: Microhylidae) with emphasis among New World genera. *BMC Evolutionary Biology*, **12:**241 http://www.biomedcentral.com/1471-2148/12/241.

Sanchiz B. 1998. Salientia. *Handbuch der Paläoherpetologie*, **4**. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, XII+275 S.

Sanmartín I., Enghoff H. and Ronquist F. 2001. Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society*, **73**(4): 345–390.

San Mauro D. 2010. A multilocus timescale for the origin of extant amphibians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **56**(2): 554–561.

San Mauro D., Gower D.J., Cotton J.A., Zardoya R., Wilkinson M. and Massingham T. 2012. Experimental design in phylogenetics: testing predictions from expected information. *Systematic Biology*, **61**(4): 661–674.

San Mauro D., Vences M., Alcobendas M., Zardoya R. and Meyer A. 2005. Initial diversification of living amphibians predated the breakup of Pangaea. *The American Naturalist*, **165**(5): 590–599.

Savage J.M. 1973. The geographic distribution of frogs: patterns and predictions. In: J.L. Vial (Ed.). Evolutionary Biology of the Anurans. Contemporary Research on Major Problems. University of Missouri Press, Columbia (Missouri): 351–445.

Schmidt K.P. 1946. On the zoogeography of the Holarctic Region. *Copeia*, Ann Arbor (Michigan), 3: 144–152.

Sclater P.L. 1858. On the general geographic distribution of the members of the Class Aves. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society,* London, Zoology, **2**: 130–145.

Severtsov N.A. 1855. Periodical Phenomenons in Life of Mammals, Aves and Reptiles of Voronezh Province. Moscow, XXXVI+430 p. [In Russian].

Severtsov N.A. 1873. Vertical and horizontal distribution of animals of Turkestan. *Byulletin of the Imperial Society of Lovers of natural History, Antropology and Ethnography*, Moscow, **8**(2): [1–2]+1–157. [In Russian].

[Severtsov N.A.] «Severtsev N.» 1877. On zoological (predominantly ornitological) subdivisions of outtropical parts of our mainland. *Izvestiya of Imperial Russian Geographical Society*, **13**(3): 125–153. [In Russian].

Semenov-Tian-Shansky A.[P.] 1936. Limits and Zoogeographical Subdivisions of the Palearctic for terrestrial land Animals Based on Distribution of Coleoptera (with map). Moscow-Leningrad, 16 p. [In Russian].

Shcherbak N.N. 1982. Grundzüge einer herpetogeographischen Gliederung der Paläartis. *Vertebrata Hungarica*, Budapest, **21**: 227–239.

Shen X.X., Liang D., Feng Y.J., Chen M.Y. and Zhang P. 2013. A versatile and highly efficient toolkit including 102 nuclear markers for vertebrate phylogenomics, tested by resolving the higher level relationships of the Caudata. *Molecular Biology and Evolution*, **30**(10): 2235–2248.

Shtegman B.K. 1938. Grundzüge der ornithogeographischen Gliederug des Paläarktischen Gebietes. Moskau–Leningrad, [4]+157 S. (Faune de l'URSS. Oiseaux, **1**(2) [In Russian and German].

Smith S.A., de Oca A.N.M, Reeder T.W. and Wiens J.J. 2007. A phylogenetic perspective on elevational species richness patterns in Middle American treefrogs: why so few species in lowland tropical rainforests? *Evolution*, **61**(5): 1188–1207.

Smith S.A., Stephens P.R. and Wiens J.J. 2005. Replicate patterns of species richness, historical biogeography, and phylogeny in Holarctic treefrogs. *Evolution*, **59**(11): 2433–2450.

Starobogatov Ya.I. 1964. On zoogeographical zoning of continental waterbodies of the Palearctic. Doklady of the USSR Academy of Sciences, **158**(5): 1223–1226. [In Russian].

Starobogatov Ya.I. 1970. Fauna of Mollusks and Zoogeographical Zoning of Continental Waterbodies of the World. Nauka, Leningrad, 372 p. [In Russian].

Stuart B.L. 2008. The phylogenetic problem of *Huia*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **46**(1): 49–60.

Takhtajan A.L. 1978. The Floristic Regions of the World. Nauka, Leningrad, 247 p. [In Russian].

Tihen J.A. 1962. Osteological observations on New World *Bufo*. *The American Midland Naturalist*, Notre Dam (Indiana), **67**(1): 157–183.

Tolmachev A.I. 1974. Introduction to Geography of Plants. Leningrad, 244 p. [In Russian].

Udvardy M.D.F. 1975. A classification of the biogeographical provinces of the World. *Occasional Paper, International Union for Conservation of Nature and Natural Resources*, Morges, Switzerland, 18: 1–48.

Uzzell T. and Post T.J. 1986. *Rana temporaria* is not a member of the *Rana boylii* group. *Systematic Zoology*, **35**(3): 414–421.

Van Bocxlaer I., Biju S.D., Loader S.P. and Bossuyt F. 2009. Toad radiation reveals into-India dispersal as a source of endemism in the Western Ghats – Sri Lanka biodiversity hotspot. *BMC Evolutionary Biology*, **9**. doi:10.1186/1471-2148-9-131.

Van Bocxlaer I., Loader S.P., Roelants K., Biju S.D., Menegon M. and Bossuyt F. 2010. Gradual adaptation toward a range-expansion phenotype initiated the global radiation of toads. *Science*, Washington, **327**(5966): 679–682.

Van Bocxlaer I., Roelants K., Biju S.D., Nagaraju J. & Bossuyt F. 2006. Late Cretaceous vicariance in Gondwanan amphibians. *PloS ONE*, **1**(1): 1–6. e74. doi:10.1371/journal.pone.0000074.

van der Meijden A., Chiari Y., Mucedda M., Carranza S., Corti C. and Veith M. 2009. Phylogenetic relationships of Sardinian cave salamanders, genus *Hydromantes*, based on mitochondrial and nuclear sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **51**(2): 399–404.

van der Meijden A., Vences M., Hoegg S., Boistel R., Channing A. and Meyer A. 2007. Nuclear gene phylogeny of narrow-mouthed toads (Family: Microhylidae) amd a discussion of competing hypotheses concerning their biogeographical origin. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **44**(3): 1017–1030.

Venczel M. and Sanchíz B. 2005. A fossil plethodontid salamander from the Middle Miocene of Slovakia (Caudata, Plethodontidae). *Amphibia-Reptilia*, Leiden – Boston, **26**(3): 408–411.

Vieites D.R., Min M.-S. and Wake D.B. 2007. Rapid diversification and dispersal during periods of global warming by plethodontid salamanders. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Washington, **104**(50): 19903–19907.

Vieites D.R., Zhang P. and Wake D.B. 2009. Salamanders (Caudata). In: S.B. Hedges and S. Kumar (Eds.). The Timetree of Life. Oxford University Press, New York: 365–368.

Vieites D.R., Román S.N., Wake M.H. and Wake D.B. 2011. A multigenic perspective on phylogenetic relationships in the largest family of salamanders, the Plethodontidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **59**(3): 623–635.

Voronov A.G., Drozdov N.N. and Myalo E.G. 1985. Biogeography of the World. Vysshaya Shkola, Moscow, 272 p. [In Russian].

Vtorov P.P. and Drozdov N.N. 1974. Biogeography of Continents. Prosvescheniye, Moscow, 224 p. [In Russian].

Wake D.B. 2013. The enigmatic history of the European, Asian and American plethodontid salamanders. *Amphibia-Reptilia*, **34**(3): 323–326.

Wake D.B., Salvador A. and Alonso-Zarazaga M.A. 2005. Taxonomy of the plethodontid salamander genus *Hydromantes* (Caudata: Plethodontidae). *Amphibia-Reptilia*, Leiden–Boston, **26**(4): 543–548.

Wallace A.R. 1876a. The Geographical Distribution of Animals with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface. In two volumes. – Volume I. Macmillan and Co., London, XXIV+503 p.

Wallace A.R. 1876b. The Geographical Distribution of Animals with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface. In two volumes. – Volume II. London: Macmillan and Co., X+607 p.

Wallace A.R. 1883. On the value of the "Neoarctic" as one of the primary zoological regions. *Nature*, London and New York, **27**(699), March 22: 482.

Wallace A.R. 1894. What are zoological regions? *Nature*, London and New York, **49**(1278), April 26: 610–633.

Ward J.H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*, **58**(301): 236–244.

Wiens J.J., Kuczynski C.A., Hua X. and Moen D.S. 2010. An expanded phylogeny of treefrogs (Hylidae) based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **55**(3): 871–882.

Wiens J.J., Sukumaran J., Pyron R.A. and Brown R.M. 2009. Evolutionary and biogeographic origins of high tropical diversity in Old World frogs (Ranidae). *Evolution*, **63**(5): 1217–1231.

Wilkinson M., San Mauro D., Sherrat E. and Gower D.J. 2011. A nine-family classification of caecilians (Amphibia: Gymnophiona). *Zootaxa*, Auckland (New Zealand), 2874: 41–64.

Zhang P., Chen Y.-Q., Zhou H., Liu Y.-F., Wang X.-L., Papenfuss T.J. and Wake D.B. 2006. Phylogeny, evolution, and biogeography of Asiatic salamanders (Hynobiidae). *Proceedings of the National Academy of*

Sciences of the United States of America, Washington, **103**(19): 7360–7365.

Zhang P., Papenfuss T.J., Wake M.H., Qu L. and Wake D.B. 2008. Phylogeny and biogeography of the family Salamandridae (Amphibia: Caudata) inferred from complete mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **49**(2): 586–597.

Zhang P. and Wake D.B. 2009. Higher-level salamander relatioships and divergence dates inferred from complete mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **53**(2): 492–508.

Zhang P., Zhou H., Chen Y.-Q., Liu Y.-F. and Qu L.-H. 2005. Mitogenomic perspectives on the origin and phylogeny of living amphibians. *Systematic Biology*, Philadelphia, **54**(3): 391–400.

Zhao E. and Adler K. 1993. Herpetology of China. Society for the Study of Amphibians and Reptiles in cooperation with Chinese Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford (Ohio, USA), 522 p., 48 color plates (*Contributions to Herpetology*, 10).

Zheng Y., Peng R., Kuro-o M. and Zeng X. 2011. Exploring patterns and extent of bias in estimating divergence time from mitochondrial DNA sequence data in a particular lineage: a case study of salamanders (order Caudata). *Molecular Biology and Evolution*, **28**(9): 2521–2535.

Yaroshenko P.D. 1975. General Biogeography. Mysl, Moscow,189 p. [In Russian].

Представлена 25 ноября; принята 15 декабря 2014.

Приложение 1. Распределение родов амфибий по зоогеографическим регионам. *Пал* – Палеарктика, *Неа* – Неарктика, *Ори* – Ориентальная (= Индо-Малайская), *Афр* – Афротропическая (= Эфиопская) и *Нео* – Нетропическая области; + = присутствует, – = отсутствует, *e* = эндемик. *Справа (в скобках) приведены фаунистические данные и подсчёты в случае принятия II варианта южной границы Неарктики (без южной Флориды и южной оконечности полуострова Калифорния; см. с. 443).

Appendix 1. Distribution of amphibian genera in zoogeographic regions. Symbols in columns: *Pal* means Palearctic, *Nea* – Nearctic, *Ori* – Oriental, *Afr* – Afrotropical (= Ethiopian), and *Neo* – Neotropical realms; *e* means a genus endemic to given realm. *In columns faunistic data and calculations based on the II variant of the southern border of the Nearctic Realm (the southern parts of Florida and California peninsulae excluded; see p. 443) are situated to the right.

Род (Genus)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
CAUDATA					
Ambystomatidae					
Ambystoma	–	+	–	–	+
Amphiumidae					
Amphiuma	–	e (+)	–	–	– (+)
Cryptobranchidae					
Andrias	+	–	+	–	–
Cryptobranchus	–	e	–	–	–
Dicamptodontidae					
Dicamptodon	–	e	–	–	–
Hynobiidae					
Hynobiinae					
Batrachuperus	+	–	+	–	–
Hynobius	+	–	+	–	–
Afghanodon	e	–	–	–	–
Iranodon	e	–	–	–	–
Liua	–	–	e	–	–
Pachyhynobius	–	–	e	–	–
Pseudohynobius	–	–	e	–	–
Ranodon	e	–	–	–	–
Salamandrella	e	–	–	–	–
Onychodactylinae					
Onychodactylus	e	–	–	–	–
Plethodontidae					
Hemidactyliinae					
Batrachoseps	–	e	–	–	–
Bolitoglossa	–	–	–	–	e
Bradytriton	–	–	–	–	e
Chiropterotriton	–	–	–	–	e
Cryptotriton	–	–	–	–	e
Dendrotriton	–	–	–	–	e
Eurycea	–	e (+)	–	–	– (+)
Gyrinophilus	–	e	–	–	–
Hemidactylium	–	e	–	–	–
Nototriton	–	–	–	–	e
Nyctanolis	–	–	–	–	e
Oedipina	–	–	–	–	e

Приложение 1 (*Продолжение*) / **Appendix 1** (*Continued*)

Род (Genus)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
Parvimolge	–	–	–	–	e
Pseudoeurycea	–	–	–	–	e
Pseudotriton	–	e	–	–	–
Stereochilus	–	e	–	–	–
Urspelerpes	–	e	–	–	–
Plethodontinae					
Aneides	–	e	–	–	–
Desmognathus	–	e	–	–	–
Ensatina	–	e	–	–	–
Hydromantes	–	e	–	–	–
Karsenia	e	–	–	–	–
Phaeognathus	–	e	–	–	–
Plethodon	–	e	–	–	–
Speleomantes	e	–	–	–	–
Proteidae					
Necturinae					
Necturus	–	e	–	–	–
Proteinae					
Proteus	e	–	–	–	–
Rhyacotritonidae					
Rhyacotriton	–	e	–	–	–
Salamandridae					
Pleurodelinae					
Calotriton	e	–	–	–	–
Cynops	+	–	+	–	–
Euproctus	e	–	–	–	–
Ichthyosaura	e	–	–	–	–
Lissotriton	e	–	–	–	–
Neurergus	e	–	–	–	–
Notophthalmus	–	e (+)	–	–	– (+)
Ommatotriton	e	–	–	–	–
Pleurodeles	e	–	–	–	–
Taricha	–	+	–	–	–
Triturus	e	–	–	–	–
Echinotriton	–	–	e	–	–
Laotriton	–	–	e	–	–
Pachytriton	–	–	e	–	–
Paramesotriton	–	–	e	–	–
Tylototriton	–	–	e	–	–
Salamandrinae					
Chioglossa	e	–	–	–	–
Lyciasalamandra	e	–	–	–	–
Mertensiella	e	–	–	–	–
Salamandra	e	–	–	–	–
Salamandrininae					

Приложение 1 (*Продолжение*) / **Appendix 1** (*Continued*)

Род (Genus)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
Salamandrina	e	–	–	–	–
Sirenidae					
Pseudobranchus	–	e (+)	–	–	– (+)
Siren	–	+	–	–	+
Итого (Total):	25	24	12	0	12/16
Endemics (%)	21 (84)	20(84)–16(67)	8 (83)	0	9 (75/56)
ANURA					
Allophrynidae					
Allophryne	–	–	–	–	e
Alsodidae					
Alsodes	–	–	–	–	e
Eupsophus	–	–	–	–	e
Limnomedusa	–	–	–	–	e
Alytidae					
Alytes	e	–	–	–	–
Aromobatidae					
"Prostherapis" dunni	–	–	–	–	e
Allobatinae					
Allobates	–	–	–	–	e
Anomaloglossinae					
Anomaloglossus	–	–	–	–	e
Rheobates	–	–	–	–	e
Aromobatinae					
Aromobates	–	–	–	–	e
Mannophryne	–	–	–	–	e
Arthroleptidae					
Arthroleptinae					
Arthroleptis	–	–	–	e	–
Cardioglossa	–	–	–	e	–
Astylosterninae					
Astylosternus	–	–	–	e	–
Leptodactylodon	–	–	–	e	–
Nyctibates	–	–	–	e	–
Scotobleps	–	–	–	e	–
Trichobatrachus	–	–	–	e	–
Leptopelinae					
Leptopelis	–	–	–	e	–
Ascaphidae					
Ascaphus	–	e	–	–	–
Batrachylidae					
Atelognathus	–	–	–	–	e
Batrachyla	–	–	–	–	e
Chaltenobatrachus	–	–	–	–	e
Hylorina	–	–	–	–	e
Bombinatoridae					
Barbourula	–	–	e	–	–
Bombina	+	–	+	–	–
Brachycephalidae					
Brachycephalus	–	–	–	–	e
Ischnocnema	–	–	–	–	e

Приложение 1 (*Продолжение*) / **Appendix 1** (*Continued*)

Род (Genus)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
Brevicipitidae					
Balebreviceps	–	–	–	e	–
Breviceps	–	–	–	e	–
Callulina	–	–	–	e	–
Probreviceps	–	–	–	e	–
Spelaeophryne	–	–	–	e	–
Bufonidae					
Adenomus	–	–	e	–	–
Altiphrynoides	–	–	–	e	–
Amazophrynella	–	–	–	–	e
Amietophrynus	+	–	–	+	–
Anaxyrus	–	e (+)	–	–	– (+)
Andinophryne	–	–	–	–	e
Ansonia	–	–	e	–	–
Atelopus	–	–	–	–	e
Barbarophryne	e	–	–	–	–
Bufo	+	–	+	–	–
«Bufo» pentoni	–	–	+	+	–
Bufoides	–	–	e	–	–
Bufotes	+	–	+	–	–
Capensibufo	–	–	–	e	–
Churamiti	–	–	–	e	–
Dendrophryniscus	–	–	–	–	e
Didynamipus	–	–	–	e	–
Duttaphrynus	–	–	+	+	–
Epidalea	e	–	–	–	–
Frostius	–	–	–	–	e
Ghatophryne	–	–	e	–	–
Incilius	–	+	–	–	+
Ingerophrynus	–	–	e	–	–
Laurentophryne	–	–	–	e	–
Leptophryne	–	–	e	–	–
Melanophryniscus	–	–	–	–	e
Mertensophryne	–	–	–	e	–
Metaphryniscus	–	–	–	–	e
Nannophryne	–	–	–	–	e
Nectophryne	–	–	–	e	–
Nectophrynoides	–	–	–	e	–
Nimbaphrynoides	–	–	–	e	–
Oreophrynella	–	–	–	–	e
Osornophryne	–	–	–	–	e
Parapelophryne	–	–	e	–	–
Pedostibes	–	–	e	–	–
Pelophryne	–	–	e	–	–
Peltophryne	–	–	–	–	e
Phrynoidis	–	–	e	–	–
Poyntonophrynus	–	–	–	e	–
Pseudobufo	–	–	e	–	–

Приложение 1 (*Продолжение*) / **Appendix 1** (*Continued*)

Род (Genus)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
Rhaebo	–	–	–	–	e
Rhinella	–	+	–	–	+
Sabahphrynus	–	–	e	–	–
Schismaderma	–	–	–	e	–
Strauchbufo	e	–	–	–	–
Truebella	–	–	–	–	e
Vandijkophrynus	–	–	–	e	–
Werneria	–	–	–	e	–
Wolterstorffina	–	–	–	e	–
Xanthophryne	–	–	e	–	–
Calyptocephalellidae					
Calyptocephalella	–	–	–	–	e
Telmatobufo	–	–	–	–	e
Centrolenidae					
Ikakogi	–	–	–	–	e
Centroleninae					
Centrolene	–	–	–	–	e
Chimerella	–	–	–	–	e
Cochranella	–	–	–	–	e
Espadarana	–	–	–	–	e
Nymphargus	–	–	–	–	e
Rulyrana	–	–	–	–	e
Sachatamia	–	–	–	–	e
Teratohyla	–	–	–	–	e
Vitreorana	–	–	–	–	e
Hyalinobatrachinae					
Celsiella	–	–	–	–	e
Hyalinobatrachium	–	–	–	–	e
Ceratobatrachidae					
“Ingerana” baluensis	–	–	e	–	–
Platymantis	–	–	+	–	–
Ceratophryidae					
Ceratophrys	–	–	–	–	e
Chacophrys	–	–	–	–	e
Lepidobatrachus	–	–	–	–	e
Conrauidae					
Conraua	–	–	–	e	–
Craugastoridae					
“Eleutherodactylus” biliniatus	–	–	–	–	e
Ceuthomantinae					
Ceuthomantis	–	–	–	–	e
Dischidodactylus	–	–	–	–	e
Pristimantis	–	–	–	–	e
Yunganastes	–	–	–	–	e
Craugastorinae					
Craugastor	–	+	–	–	+
Haddadus	–	–	–	–	e
Strabomantis	–	–	–	–	e

Приложение 1 (*Продолжение*) / **Appendix 1** (*Continued*)

Род (Genus)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
Holoadeninae					
Barycholos	–	–	–	–	e
Bryophryne	–	–	–	–	e
Euparkerella	–	–	–	–	e
Holoaden	–	–	–	–	e
Hypodactylus	–	–	–	–	e
Lynchius	–	–	–	–	e
Niceforonia	–	–	–	–	e
Noblella	–	–	–	–	e
Oreobates	–	–	–	–	e
Phrynopus	–	–	–	–	e
Psychrophrynella	–	–	–	–	e
Cycloramphidae					
Cycloramphus	–	–	–	–	e
Thoropa	–	–	–	–	e
Zachaenus	–	–	–	–	e
Dendrobatidae					
Colostethinae					
Ameerega	–	–	–	–	e
Colostethus	–	–	–	–	e
Epipedobates	–	–	–	–	e
Silverstoneia	–	–	–	–	e
Dendrobatinae					
Adelphobates	–	–	–	–	e
Andinobates	–	–	–	–	e
Dendrobates	–	–	–	–	e
Excidobates	–	–	–	–	e
Minyobates	–	–	–	–	e
Oophaga	–	–	–	–	e
Phyllobates	–	–	–	–	e
Ranitomeya	–	–	–	–	e
Hyloxalinae					
Hyloxalus	–	–	–	–	e
Dicroglossidae					
Dicroglossinae					
Allopaa	–	–	e	–	–
Chrysopaa	–	–	e	–	–
Euphlyctis	+	–	+	–	–
Fejervarya	+	–	+	–	–
Hoplobatrachus	–	–	+	+	–
Limnonectes	–	–	+	–	–
Minervarya	–	–	e	–	–
Nannophrys	–	–	e	–	–

Приложение 1 (*Продолжение*) / **Appendix 1** (*Continued*)

Род (Genus)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
Nanorana	+	–	+	–	–
Ombrana	–	–	e	–	–
Quasipaa	–	–	e	–	–
Sphaerotheca	–	–	e	–	–
Occidozyginae					
Ingerana	–	–	e	–	–
Occidozyga	–	–	e	–	–
Discoglossidae					
Discoglossus	e	–	–	–	–
Latonia	e	–	–	–	–
Eleutherodactylidae					
Eleutherodactylinae					
Diasporus	–	–	–	–	e
Eleutherodactylus	–	+	–	–	+
Phyzelaphryninae					
Adelophryne	–	–	–	–	e
Phyzelaphryne	–	–	–	–	e
Heleophrynidae					
Hadromophryne	–	–	–	e	–
Heleophryne	–	–	–	e	–
Hemiphractidae					
Cryptobatrachus	–	–	–	–	e
Flectonotus	–	–	–	–	e
Fritziana	–	–	–	–	e
Gastrotheca	–	–	–	–	e
Hemiphractus	–	–	–	–	e
Stefania	–	–	–	–	e
Hemisotidae					
Hemisus	–	–	–	e	–
Hylidae					
Hylinae					
Acris	–	e (+)	–	–	– (+)
Anotheca	–	–	–	–	e
Aparasphenodon	–	–	–	–	e
Aplastodiscus	–	–	–	–	e
Argenteohyla	–	–	–	–	e
Bokermannohyla	–	–	–	–	e
Bromeliohyla	–	–	–	–	e
Charadrahyla	–	–	–	–	e
Corythomantis	–	–	–	–	e
Dendropsophus	–	–	–	–	e
Diaglena	–	–	–	–	e
Dryaderces	–	–	–	–	e
Duellmanohyla	–	–	–	–	e
Ecnomiohyla	–	–	–	–	e
Exerodonta	–	–	–	–	e
Hyla	+	+	+	–	+

Приложение 1 (*Продолжение*) / **Appendix 1** (*Continued*)

Род (Genus)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
"Hyla" imitator	–	–	–	–	e
Hyloscirtus	–	–	–	–	e
Hypsiboas	–	–	–	–	e
Isthmohyla	–	–	–	–	e
Itapotihyla	–	–	–	–	e
Lysapsus	–	–	–	–	e
Megastomatohyla	–	–	–	–	e
Myersiohyla	–	–	–	–	e
Nyctimantis	–	–	–	–	e
Osteocephalus	–	–	–	–	e
Osteopilus	–	+	–	–	+
Phyllodytes	–	–	–	–	e
Phytotriades	–	–	–	–	e
Plectrohyla	–	–	–	–	e
Pseudacris	–	e	–	–	–
Pseudis	–	–	–	–	e
Ptychohyla	–	–	–	–	e
Scarthyla	–	–	–	–	e
Scinax	–	–	–	–	e
Smilisca	–	+	–	–	+
Sphaenorhynchus	–	–	–	–	e
Tepuihyla	–	–	–	–	e
Tlalocohyla	–	–	–	–	e
Trachycephalus	–	–	–	–	e
Triprion	–	–	–	–	e
Xenohyla	–	–	–	–	e
Phyllomedusinae					
Agalychnis	–	–	–	–	e
Cruziohyla	–	–	–	–	e
Phasmahyla	–	–	–	–	e
Phrynomedusa	–	–	–	–	e
Phyllomedusa	–	–	–	–	e
Hylodidae					
Crossodactylus	–	–	–	–	e
Hylodes	–	–	–	–	e
Megaelosia	–	–	–	–	e
Hyperoliidae					
Acanthixalus	–	–	–	e	–
Afrixalus	–	–	–	e	–
Alexteroon	–	–	–	e	–
Arlequinus	–	–	–	e	–
Callixalus	–	–	–	e	–
Chrysobatrachus	–	–	–	e	–
Cryptothylax	–	–	–	e	–
Heterixalus	–	–	–	e	–

Приложение 1 (*Продолжение*) / **Appendix 1** (*Continued*)

Род (Genus)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
Hyperolius	–	–	–	e	–
Kassina	–	–	–	e	–
Kassinula	–	–	–	e	–
Morerella	–	–	–	e	–
Opisthothylax	–	–	–	e	–
Paracassina	–	–	–	e	–
Phlyctimantis	–	–	–	e	–
Semnodactylus	–	–	–	e	–
Tachycnemis	–	–	–	e	–
Leptodactylidae					
Leiuperinae					
Edalorhina	–	–	–	–	e
Engystomops	–	–	–	–	e
Physalaemus	–	–	–	–	e
Pleurodema	–	–	–	–	e
Pseudopaludicola	–	–	–	–	e
Leptodactylinae					
Adenomera	–	–	–	–	e
Hydrolaetare	–	–	–	–	e
Leptodactylus	–	+	–	–	+
Lithodytes	–	–	–	–	e
Paratelmatobiinae					
Crossodactylodes	–	–	–	–	e
Paratelmatobius	–	–	–	–	e
Rupirana	–	–	–	–	e
Scythrophrys	–	–	–	–	e
Mantellidae					
Boophinae					
Boophis	–	–	–	e	–
Laliostominae					
Aglyptodactylus	–	–	–	e	–
Laliostoma	–	–	–	e	–
Mantellinae					
Blommersia	–	–	–	e	–
Boehmantis	–	–	–	e	–
Gephyromantis	–	–	–	e	–
Guibemantis	–	–	–	e	–
Mantella	–	–	–	e	–
Mantidactylus	–	–	–	e	–
Spinomantis	–	–	–	e	–
Tsingymantis	–	–	–	e	–
Wakea	–	–	–	e	–
Megophryidae					
Borneophrys	–	–	e	–	–
Brachytarsophrys	–	–	e	–	–
Leptobrachella	–	–	e	–	–
Leptobrachium	–	–	e	–	–
Leptolalax	–	–	e	–	–
Megophrys	–	–	e	–	–

Приложение 1 (*Продолжение*) / **Appendix 1** (*Continued*)

Род (Genus)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
Ophryophryne	–	–	e	–	–
Oreolax	–	–	e	–	–
Scutiger	+	–	+	–	–
Micrixalidae					
Micrixalus	–	–	e	–	–
Microhylidae					
Adelastes	–	–	–	–	e
Asterophryinae					
Callulops	–	–	+	–	–
Gastrophrynoides	–	–	e	–	–
Oreophryne	–	–	+	–	–
Cophylinae					
Anodonthyla	–	–	–	e	–
Cophyla	–	–	–	e	–
Madecassophryne	–	–	–	e	–
Platypelis	–	–	–	e	–
Plethodontohyla	–	–	–	e	–
Rhombophryne	–	–	–	e	–
Stumpffia	–	–	–	e	–
Dyscophinae					
Dyscophus	–	–	–	e	–
Gastrophryninae					
Arcovomer	–	–	–	–	e
Chiasmocleis	–	–	–	–	e
Ctenophryne	–	–	–	–	e
Dasypops	–	–	–	–	e
Dermatonotus	–	–	–	–	e
Elachistocleis	–	–	–	–	e
Gastrophryne	–	+	–	–	+
Hamptophryne	–	–	–	–	e
Hypopachus	–	+	–	–	+
Myersiella	–	–	–	–	e
Stereocyclops	–	–	–	–	e
Hoplophryninae					
Hoplophryne	–	–	–	e	–
Parhoplophryne	–	–	–	e	–
Kalophryninae					
Kalophrynus	–	–	e	–	–
Melanobatrachinae					
Melanobatrachus	–	–	e	–	–
Microhylinae					
Calluella	–	–	e	–	–
Chaperina	–	–	e	–	–
Glyphoglossus	–	–	e	–	–
Kaloula	+	–	+	–	–
Metaphrynella	–	–	e	–	–
Microhyla	–	–	e	–	–

Приложение 1 (*Продолжение*) / **Appendix 1** (*Continued*)

Род (Genus)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
Micryletta	–	–	e	–	–
Phrynella	–	–	e	–	–
Ramanella	–	–	e	–	–
Uperodon	–	–	e	–	–
Otophryninae					
Otophryne	–	–	–	–	e
Synapturanus	–	–	–	–	e
Phrynomerinae					
Phrynomantis	–	–	–	e	–
Scaphiophryninae					
Paradoxophyla	–	–	–	e	–
Scaphiophryne	–	–	–	e	–
Nasikabatrachidae					
Nasikabatrachus	–	–	e	–	–
Nyctibatrachidae					
Lankanectes	–	–	e	–	–
Nyctibatrachus	–	–	e	–	–
Odontobatrachidae					
Odontobatrachus	–	–	–	e	–
Odontophrynidae					
Macrogenioglottus	–	–	–	–	e
Odontophrynus	–	–	–	–	e
Proceratophrys	–	–	–	–	e
Pelobatidae					
Pelobates	e	–	–	–	–
Pelodytidae					
Pelodytes	e	–	–	–	–
Petropedetidae					
Artholeptides	–	–	–	e	–
Ericabatrachus	–	–	–	e	–
Petropedetes	–	–	–	e	–
Phrynobatrachidae					
Phrynobatrachus	–	–	–	e	–
Pipidae					
Hymenochirus	–	–	–	e	–
Pipa	–	–	–	–	e
Pseudhymenochirus	–	–	–	e	–
Xenopus	–	–	–	e	–
Ptychadenidae					
Hildebrandtia	–	–	–	e	–
Lanzarana	–	–	–	e	–
Ptychadena	–	–	–	e	–
Pyxicephalidae					
Cacosterninae					
Amietia	–	–	–	e	–
Anhydrophryne	–	–	–	e	–
Arthroleptella	–	–	–	e	–
Cacosternum	–	–	–	e	–

Приложение 1 (*Продолжение*) / **Appendix 1** (*Continued*)

Род (Genus)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
Microbatrachella	–	–	–	e	–
Natalobatrachus	–	–	–	e	–
Nothophryne	–	–	–	e	–
Poyntonia	–	–	–	e	–
Strongylopus	–	–	–	e	–
Tomopterna	–	–	–	e	–
Pyxicephalinae					
Aubria	–	–	–	e	–
Pyxicephalus	–	–	–	e	–
Ranidae					
Amolops	–	–	e	–	–
Babina	–	–	e	–	–
Clinotarsus	–	–	e	–	–
Glandirana	+	–	+	–	–
Huia	–	–	e	–	–
Humerana	–	–	e	–	–
Hylarana	–	–	+	+	–
Lithobates	–	+	–	–	+
Meristogenys	–	–	e	–	–
Odorrana	–	–	e	–	–
Pelophylax	+	–	+	+	–
Pseudorana	–	–	e	–	–
Pterorana	–	–	e	–	–
Rana	+	+	+	–	–
Sanguirana	–	–	+	–	–
Staurois	–	–	e	–	–
Ranixalidae					
Indirana	–	–	e	–	–
Rhacophoridae					
Buergeriinae					
Buergeria	+	–	+	–	–
Rhacophorinae					
Beddomixalus	–	–	e	–	–
Chiromantis	–	–	+	+	–
Feihyla	–	–	e	–	–
Ghatixalus	–	–	e	–	–
Gracixalus	–	–	e	–	–
Kurixalus	–	–	e	–	–
Liuixalus	–	–	e	–	–
Mercurana	–	–	e	–	–
Nyctixalus	–	–	e	–	–
Philautus	–	–	e	–	–

Приложение 1 (*Продолжение*) / **Appendix 1** (*Continued*)

Род (Genus)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
Polypedates	–	–	e	–	–
Pseudophilautus	–	–	e	–	–
Raorchestes	–	–	e	–	–
Rhacophorus	+	–	+	–	–
Taruga	–	–	e	–	–
Theloderma	–	–	e	–	–
Rhinodermatidae					
Insuetophrynus	–	–	–	–	e
Rhinoderma	–	–	–	–	e
Rhinophrynidae					
Rhinophrynus	–	+	–	–	+
Scaphiopodidae					
Scaphiopus	–	+	–	–	+
Spea	–	+	–	–	+
Sooglossidae					
Sechellophryne	–	–	–	e	–
Sooglossus	–	–	–	e	–
Telmatobiidae					
Telmatobius	–	–	–	–	e
Итого (Total):	23	19	98	105	179/181
Endemics (%)	8 (35)	4 (21)–2 (11)	74 (76)	98 (93)	166 (93/92)
GYMNOPHIONA					
Caeciliidae					
Caecilia	–	–	–	–	e
Oscaecilia	–	–	–	–	e
Chikilidae					
Chikila	–	–	e	–	–
Dermophiidae					
Dermophis	–	–	–	–	e
Geotrypetes	–	–	–	e	–
Gymnopis	–	–	–	–	e
Schistometopum	–	–	–	e	–
Herpelidae					
Boulengerula	–	–	–	e	–
Herpele	–	–	–	e	–
Ichthyophiidae					
Ichthyophis	–	–	e	–	–
Uraeotyphlus	–	–	e	–	–
Indotyphlidae					
Gegeneophis	–	–	e	–	–
Grandisonia	–	–	–	e	–
Hypogeophis	–	–	–	e	–
Idiocranium	–	–	–	e	–

Приложение 1 (*Продолжение*) / **Appendix 1** (*Continued*)

Род (Genus)	Пал (Pal)	Неа (Nea)	Ори (Ori)	Афр (Afr)	Нео (Neo)
Indotyphlus	–	–	e	–	–
Praslinia	–	–	–	e	–
Sylvacaecilia	–	–	–	e	–
Rhinatrematidae					
Epicrionops	–	–	–	–	e
Rhinatrema	–	–	–	–	e
Scolecomorphidae					
Crotaphatrema	–	–	–	e	–
Scolecomorphus	–	–	–	e	–
Siphonopidae					
Brasilotyphlus	–	–	–	–	e
Luetkenotyphlus	–	–	–	–	e
Microcaecilia	–	–	–	–	e
Mimosiphonops	–	–	–	–	e
Siphonops	–	–	–	–	e
Typhlonectidae					
Atretochoana	–	–	–	–	e
Chthonerpeton	–	–	–	–	e
Nectocaecilia	–	–	–	–	e
Potamotyphlus	–	–	–	–	e
Typhlonectes	–	–	–	–	e
Итого (Total):	0	0	5	11	16
Endemics (%)	0	0	5 (100)	11 (100)	16 (100)
ИТОГО (TOTAL)	48	43	115	116	207/213
ENDEMICS (%)	29 (60)	25 (58) – 18 (42)	87 (76)	109 (94)	191 (92/90)